

Ökosoziologie des Alpenmurmeltieres
(Marmota marmota marmota, Linne 1758)

Walter Arnold

*Diss
München
1926*

Ökosozio log ie des Alpenmurmeltieres

(*Marmota marmota marmota*, Linne 1758)

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereiches Biologie der
Ludwig-Maximilian-Universität
München

vorgelegt von
Walter Arnold

Seewiesen, Februar 1986

1. Berichterstatter: Prof. Dr. W. Wickler

2. Berichterstatter: PD Dr. R. Weiler

Tag der mündlichen Prüfung: 18. März 1986

Inhaltsverzeichnis

Kapitel I: Demographie einer Alpenmurmeltierpopulation und die Bedeutung der sozialen Organisation

Einleitung

Allgemeine Biologie von **Marmota marmota**

Material und Methoden

1. Untersuchungsgebiet- und zeitraum
2. Fang
3. Markierung
4. Alters- und Geschlechtsbestimmung
5. Definition der Familie und der Wanderer
6. Bestimmung der Territoriumsgrenzen
7. Statistische Auswertung

Ergebnisse

1. Familienzusammensetzung
2. Territorialität
3. Fortpflanzung
4. Populationsstruktur
 - 4.1. Geschlechterverhältnisse
5. Abwanderung
6. Mortalität
 - 6.1. Mortalität und Familienzusammensetzung

Diskussion

1. Sozialer Status und Territorialität

2. Geschlechterverhältnis
3. Monogamie
 - 3.1. Vergleiche mit anderen Arten
4. Fruchtbarkeit
5. Abwanderung
6. Schlußfolgerung

Kapitel II: Jahreszyklische Gewichtsveränderungen von Alpenmurmeltieren: Zusammenhänge mit Fortpflanzung und Sozialstruktur

Einleitung

Material und Methoden

1. Datenerhebung
2. Verlauf der Schneeschmelze
3. Beginn und Ende des Winterschlafes
4. Bestimmung des Gewichtszunahmeverlaufes
 - 4.1. Parameteranpassung
5. Extrapolation von Gewichtsdaten und abgeleitete Variable
 - 5.1. Fehlereinschätzung
6. Statistische Auswertung

Ergebnisse

1. Dauer der aktiven Saison und der Vegetationsperiode
2. Gewichtszunahme in der aktiven Saison
3. Gewichtsabnahme während des Winterschlafes
4. Frühjahrsgewicht und Fettreserven
5. Alters- und Geschlechtsunterschiede in den Gewichtsvariablen

6. Gewichtsveränderungen und Fortpflanzung
7. Einflüsse der Gruppenmitglieder auf Gewichtsveränderungen

Diskussion

1. Extrapolation von Frühjahrs- und Herbstgewichten
2. Gewichtsveränderungen
3. Fortpflanzung und elterliche Brutpflege
4. Bedeutung der sozialen Thermoregulation
5. Helfer
6. Schlußfolgerung

Kapitel III: Sozialer Winterschlaf bei Alpenmurmeltieren

Einleitung

Material und Methoden

1. Versuchsbeschreibung
2. Definitionen
 - 2.1. Phasenlängen
 - 2.2. Temperaturen. Temperaturdifferenzen und Geschwindigkeit der Änderung
 - 2.3. Zahl der wärmeren Tiere im Nest
3. Störungen
4. Auswertung

Ergebnisse

1. Verlauf der Körpertemperaturen und Verhaltenskomponenten ihrer Regulation

- 1.1. Zyklen
- 1.2. Einfluß der Umgebungstemperatur auf das Kontaktverhalten im Winterschlaf
- 1.3. Aufwärmen und Auskühlen
- 1.4. Körpertemperaturen und Verhalten in den homoeothermen Phasen
2. Einfluß des Körperkontaktes
3. Verhalten einzelner Gruppenmitglieder und Unterschiede zwischen den Gruppen
 - 3.1. Auskühlen
 - 3.2. Torpiditätszeit
 - 3.3. Erwärmen
 - 3.4. Homoeothermie
4. Bedeutung der relativen Körpertemperatur und Zusammenhänge der Variablen
5. Energiekosten des Winterschlafes

Diskussion

1. Nutzen und Kosten der Winterschlafgruppe
 - 1.1. Homoeothermie
 - 1.2. Auskühlen und Torpidität
 - 1.3. Aufwärmen
 - 1.4. Gruppengrößeneffekte
2. Individuelles thermoregulatorisches Verhalten und dessen Auswirkungen
 - 2.1. Brutpflege im Winter

IV. Zusammenfassung

V. Literaturverzeichnis

VI. Danksagung

Kapitel I

Demographie einer Alpenmurmeltierpopulation und die Bedeutung der sozialen Organisation

Einleitung

Die soziale Organisation von Säugern ergibt sich aus der Anpassung der Individuen an die ökologischen Bedingungen unter denen sie leben, im Rahmen der artspezifischen, z.B. morphologischen oder physiologischen Möglichkeiten (CROOK et al. 1976). Die Faktoren, die, jeder für sich oder kombiniert, zur Evolution sozialen Lebens führten, teilte man bisher drei Bereichen zu (ALEXANDER 1974):

1. Der bessere Schutz vor Raubfeinden durch Gruppenleben, sei es durch die wirkungsvollere Feindabwehr, oder durch die geringere Wahrscheinlichkeit für ein Individuum, selbst von einem Räuber erbeutet zu werden ("selfish-herd-Effekt").
2. Die effektivere Ausbeutung von Nahrungsquellen, oder die Erschließung von Nahrung, die einem einzelnen Tier nicht zugänglich ist.
3. Die Ansammlung von Individuen, weil Ressourcen wie z.B. Brutplätze oder Unterschlupfe extrem lokalisiert sind, ohne daß unmittelbare Vorteile aus der Aggregation selbst erwachsen.

Soziale Thermoregulation kommt bei vielen Säugern vor und muß als ein weiterer, eigenständiger Faktor, der zur Evolution von Sozialität führte, betrachtet werden (MADISON 1984). Vor allem für Tiere, die Biotope mit langen und kalten Wintern besiedeln, wie die Murmeltiere, könnte soziale Thermoregulation wichtig sein.

Unterschiedliche soziale Strukturen innerhalb nah verwandter Arten sind durch adaptive Radiation entstanden (EISENBERG 1966; EISENBERG, MUCKENHIRN & RUDRAN 1972; JARMAN 1974). Solche taxonomischen Gruppen sind deshalb für die Suche nach den für die Evolution von Sozialität verantwortlichen Selektionsdrücken geeignet.

Für vergleichende öko-soziologische Studien fanden unter den Säugern die

Erdhörnchen wissenschaftliches Interesse, da sie ein breites Spektrum sozialer Organisation aufweisen und im Freiland relativ leicht zu untersuchen sind (MICHENNER 1982a). Unter ihnen bietet sich besonders die Gattung **Marmota** an, denn eine Vielzahl morphologisch sehr ähnlicher Arten besiedelt unterschiedliche Habitate, und ihre Lebensweisen reichen von solitär bis hoch sozial.

Dem detaillierten Wissen über die nearktischer Murmeltierarten (Literaturhinweise in der Diskussion) stehen fast nur qualitative Informationen über die palearktischen gegenüber (BOPP 1954, 1955, 1956, 1958, 1964; MÜLLER-USING 1954, 1956, 1957; KOENIG 1957; MÜNCH 1958; PSENNER 1960a; ZELENKA 1965; BIBIKOW 1968; RATTI 1970; LATTMANN 1973). BARASH's Studie über das Alpenmurmeltier (1976) war auf einen Sommer und vier Familiengruppen beschränkt. Deren Sozialstruktur und Fortpflanzungsaktivität sah er trotz einiger Schwierigkeiten mit seiner Hypothese vereinbar, zunehmende Sozialität bei Murmeltieren sei eine Anpassung an kürzere Vegetationsperioden (BARASH 1974b). Allerdings trifft seine Auffassung nicht zu, **Marmota marmota** sei an Lebensräume mittlerer Höhenlagen angepaßt und erst in rezenter Zeit durch den Jagddruck in höhere Lagen verdrängt worden. Im Gegenteil, erst durch die Almwirtschaft entstanden für Murmeltiere geeignete, tiefergelegene Habitate. Ihr ursprüngliches Verbreitungsgebiet sind Matten im Hochgebirge, oberhalb der Baumgrenze (FORTER 1975).

Das Ziel dieser Arbeit war es, an vielen markierten Tieren die Populationsstruktur und das Sozialsystem von Alpenmurmeltieren zu klären. Dieses Material sollte den adaptiven Wert des individuellen Sozialverhaltens aufzeigen und zum Verständnis der Evolution sozialen Lebens in der Gattung **Marmota** beitragen.

Allgemeine Biologie von *Marmota marmota*

Alpenmurmeltiere sind große, in Erdbauen lebende Nagetiere aus der Familie der Sciuridae. Sie sind auf junge Triebe spezialisierte, tagaktive Pflanzenfresser und leben in der Regel in sozialen Gruppen in genau begrenzten, mit Sekreten aus den Wangendrüsen markierten Revieren. Wie alle Arten der Gattung sind sie obligate Winterschläfer und leben in der kalten Jahreszeit ausschließlich von den im Sommer gespeicherten Körperfettreserven (BOPP 1954, 1955, 1964; MÜLLER-USING 1954; KOENIG 1957; BIBIKOW 1968; ZELENKA 1965; RATTI 1970; LATTMANN 1973).

Das Zentrum ihrer Verbreitung liegt in den Zentral- und Westalpen. Die Populationen der Pyrenäen und die meisten der Ostalpen stammen von ausgesetzten Murmeltieren ab. Eine Unterart *Marmota m. latirostris* besiedelt die Hohe Tatra (MÜLLER-USING 1954; BIBIKOW 1968).

Alpenmurmeltiere leben vorwiegend auf alpinen Matten in einem 400-500 m breiten Gürtel über der lokalen Waldgrenze. Sekundäre Habitate sind die großen, schon vor Jahrhunderten gerodeten Almflächen unterhalb der Waldgrenze; bewaldete Flächen meiden sie. Die Vertikalverbreitung wird unterschiedlich, mit Extremen von 800-3200 m über dem Meer beschrieben (detaillierte Angaben in FORTER 1975). Die autochthone Population des Berchtesgadener Landes lebt in Höhen von 990-2200 m (MURR 1934; MÜLLER-USING 1954).

Etwa 10-20 Tage nach dem Ende des Winterschlafes im April paaren sich die Tiere; die Weibchen sind nur für kurze Zeit (ca. 24 h) im Östrus (MÜLLER-USING 1956; PSENNER 1956, 1960b; HEMBECK 1958; ZELENKA 1965; KOENIG 1973). Nach einer Tragzeit von 34 Tagen werden die etwa 30g schweren Jungen nackt und blind geboren (PSENNER 1956). Sie verlassen den Wurfbau erstmals ungefähr im Alter von 40 Tagen. Ab diesem Zeitpunkt

fressen sie hauptsächlich Grünfutter und sind spätestens mit 60-65 Tagen vollständig entwöhnt (PSENNER 1957, 1960a). Erst jetzt beginnen die Jungen Fett für ihre erste Überwinterung zu speichern (BIBIKOW 1968).

Alpenmurmeltiere sind nach der zweiten Überwinterung geschlechtsreif. Jedoch erst nach dem dritten Winterschlaf sind sie voll erwachsen und pflanzen sich in der Regel auch nicht vorher fort (PSENNER 1956, 1957, 1960b; KRATOCHVIL 1964; ZELENKA 1965; RATTI 1970). Alle gefangenen zweijährigen Männchen hatten im Frühjahr deszendierte Hoden, aber kleinere als ältere Männchen.

Das Fell wird einmal jährlich im Juni/Juli gewechselt, von Weibchen mit Jungen etwa 4 Wochen später. Von der Vielzahl von Ekto- und Entoparasiten, die praktisch alle Individuen befallen (BIBIKOW 1968; HOERNING 1968), sind die Tiere nicht sichtlich beeinträchtigt (vgl. ARMITAGE & DOWNHOWER 1974). Die bedeutendsten Raubfeinde sind Adler und Füchse. Gelegentlich werden Jungtiere auch von Uhus, Kolkraben, Baum- und Steinmarder erbeutet (MÜLLER-USING 1954).

Gegen Ende des Sommers nimmt die Aktivität der Tiere stark ab und um den 1. Oktober gehen sie in den Winterschlaf (TÜRK & ARNOLD in prep., Kap. II).

Material und Methoden

1. Untersuchungsgebiet- und zeitraum

Das Untersuchungsgebiet liegt im Nationalpark Berchtesgaden östlich des Königssees, 1000–1560 m über dem Meer (Abb. 1). Die waldfreie Fläche des Hauptuntersuchungsgebietes, d.h. der potentielle Murmeltierlebensraum, ist 103.8 ha groß.



Abb. 1: Die Almen im Jennergebiet im Nationalpark Berchtesgaden. Untersuchungsgebiete sind schraffiert, Hauptuntersuchungsgebiete eng schraffiert.

- | | |
|-------------------------------|------------------------------|
| 1 = Krautkaseralm 1300–1500 m | 5 = Priesbergalm 1420–1560 m |
| 2 = Wasserfallalm 1170–1400 m | 6 = Gotzentalm 1000–1200 m |
| 3 = Königsbachalm 1180–1340 m | 7 = Seeaualm 1410–1480 m |
| 4 = Büchsenalm 1170–1250 m | |

Die Almen sind im Sommer durch Rinder beweidet, sogenannte Niederlegeralmen (Abb. 1: 1,2,3,4 6) etwa von der 2. Junihälfte bis Ende Juli und während des Septembers, die Hochlegeralmen (Abb. 1: 5,7) in der Zwischenzeit.

Zeitliche Schwerpunkte der Freilandarbeit waren das Frühjahr und der Frühsommer. Unmittelbar nach dem Ende des Winterschlafes wurde festgestellt, welche Tiere den Winter überlebt hatten. Im Frühsommer wurden die Neugeborenen markiert und die dann abgeschlossene Ab- bzw. Zuwanderung von Tieren erfaßt (vgl. S. 12). Im Hauptuntersuchungsgebiet wurde 1982 von Juni bis Oktober, 1983 von April bis Oktober, 1984 und 1985 im April, Mai, Juli, August und Oktober gearbeitet, in den Nebenuntersuchungsgebieten im Juni und August 1983.

2. Fang

Hauptbestandteil der Freilandarbeit war der Fang und regelmäßige Wiederfang der Tiere. Insgesamt wurden 257 markierte Tiere 883 mal gefangen. In die Auswertung gingen nur Daten von vollständig bekannten Familiengruppen ein. Im Hauptuntersuchungsgebiet sind seit 1983 alle dort lebenden Murmeltiere individuell bekannt. Jedes Jahr wurden in diesem Gebiet alle Neugeborenen und Zugewanderten, sowie etwa 90% der bereits markierten Tiere mindestens einmal gefangen. Ob die restlichen, nicht gefangenen Tiere noch anwesend waren, wurde durch regelmäßige Kontrollgänge und durch Dauerbeobachtungen festgestellt.

Gefangen wurden die Tiere mit HAVAHART Eintür-Drahtkastenfallen, Modell Victor 766. Die Fallenböden wurden mit Erde getarnt und dann beködert. Als erfolgreichste Köder erwiesen sich Mandeln und Salz. Viel wichtiger als der Köder war aber die Position der Fallen. Beste Fangerfolge (etwa 1 Tier pro Falle am Tag) wurden erzielt, wenn die Tiere so in Baue oder Fluchtlöcher eingesperrt wurden, daß sie diese nur mehr in eine Falle hinein verlassen konnten. Gelegentlich wurden wandernde Tiere auch im Wald zwischen den Almen in Holzkastenfallen gefangen, die dort zum Lebendfang von Füchsen und Dachsen aufgestellt waren.

Jedes gefangene Tier wurde aus der Falle in ein Netz entlassen und mit einer Pesola-Federwaage auf 50 g genau gewogen. Im Netz konnte das Tier leicht am Nackenfell ergriffen werden. Durch diesen Griff fielen die meisten Tiere für ca. 15 Min. in eine Tragstarre und waren solange bequem zu handhaben.

3. Markierung

Zur permanenten Markierung wurde allen erstmals gefangenen Tieren eine Nummer in die Hautfalte zwischen Oberschenkel und Bauch tätowiert (Tätowierzange von Fa. Hauptner, München, Ziffern 7mm, grüne Tätowierfarbe). Diese Nummern bleiben zeitlebens bei Wiederfängen ablesbar.

1982 und 1983 wurden die Tiere zusätzlich mit verschiedenfarbigen und nummerierten Flügelmarken (Dalton) im Ohr gekennzeichnet. An den Farbkombinationen waren die Tiere auch auf größere Entfernung zu identifizieren. Wegen der hohen Markenverluste wurde auf diese Methode in den folgenden Jahren verzichtet. Als ebenso unzuverlässig erwies sich der über den gleichen Zeitraum praktizierte Gefrierbrand mit Frigen (ROOD 1980), der nur in etwa der Hälfte der Fälle zu hellen Fellflecken führte, die auch noch nach der Haarung erkennbar waren.

Ergänzend zur permanenten Markierung erhielt jedes Tier mit einem Fellfarbstoff (Nyanzol D, Belmar Inc., N.Andover, USA) eine Rückennummer, die bis zum nächsten Haarwechsel auch auf große Entfernung sichtbar blieb. Diese Nummern wurden, falls erforderlich, bei jedem Wiederfang erneuert.

4. Alters- und Geschlechtsbestimmung

Das Alter von Alpenmurmeltieren ließ sich bis nach der zweiten Überwinterung sicher am Gewicht feststellen. Im Laufe ihres dritten

Sommers erreichten sie das Adultgewicht und waren ab ca. Juni am Gewicht und in der Größe nicht mehr von älteren Tieren unterscheidbar (vgl. Kap. II).

Die Tiere wurden in ihrem ersten Sommer als Junge, nach der ersten Überwinterung als Jährlinge, nach der zweiten Überwinterung als Zweijährige und wenn älter, als Adulte bezeichnet. Da mit dem erstmaligen Erscheinen aus dem Wurfbau die Muttermilch für die Ernährung der Jungen nur noch eine untergeordnete Rolle spielt (vgl. S. 5), wurden die Jungtiere ab diesem Tag als entwöhnt betrachtet.

Männchen konnten in jedem Alter am deutlich größeren Abstand von Anal- und Genitalöffnung von Weibchen unterschieden werden. Ohne Fang war eine sichere Geschlechtsbestimmung nicht möglich.

Östrus wurde bei den Weibchen an der geschwellenen und rosa gefärbten Vaginalschleimhaut, Trächtigkeit an den vergrößerten Zitzen festgestellt.

5. Definition der Familie und der Wanderer

Die verschiedenen sozialen Gruppierungen der Arten in der Gattung *Marmota*, werden in der Literatur recht unterschiedlich und mehrdeutig benannt. So ist vor allem in der europäischen Literatur von Familiengruppen, die zusammen Kolonien bilden die Rede (BOPP 1954; MÜLLER-USING 1954; ZELENKA 1965; BIBIKOW 1968; LATTMANN 1973; PORTER 1975), während in der angelsächsischen Literatur der Ausdruck "colony" auch für monogame Paare bzw. polygyne Gruppen und deren noch nicht abgewanderten Nachkommen steht (ARMITAGE 1962, 1977; DOWNHOWER & ARMITAGE 1971; BARASH 1973b, 1974a, 1976; ARMITAGE & DOWNHOWER 1974; ANDERSEN et al. 1976; HOLMES 1984). Um Mißverständnisse zu vermeiden werde ich in dieser Arbeit den Ausdruck "Kolonie" nicht verwenden.

Eine Familiengruppe bilden alle die Tiere, die dasselbe Gebiet bewohnen

und gemeinsam überwintern. Jungtiere konnten bis ca. 5 Tage nach ihrem erstmaligen Erscheinen aus dem Wurfbau der richtigen Mutter sicher zugeordnet werden. Später vermischten sie sich in einigen Fällen mit Jungtieren benachbarter Gruppen. Wurden sie erst dann erstmals gefangen, so galten sie als in der Gruppe geboren. In deren Gebiet sie sich am meisten aufhielten, mit der sie am häufigsten übernachteten und mit der sie überwinterten. 10 von 95 Männchen und 11 von 59 Weibchen wurden so zu Familiengruppen gerechnet, die möglicherweise nicht ihre Geburtsfamilien waren.

Als Wanderer galten (1) alle im Untersuchungsgebiet gefangenen, dort aber nicht ansässigen Tiere, (2) die geschlechtsreifen Tiere, die aus der Familie in der sie aufwuchsen, bis Ende Juni verschwunden waren (S. 12, ZELENKA 1965), (3) vertriebene, früher territoriale Tiere.

6. Bestimmung der Territoriumsgrenzen

Im gesamten Hauptuntersuchungsgebiet wurden 1983 alle von Murmeltieren gegrabenen Fluchtlöcher und Bauzugänge auf Luftbildern der Almen kartiert. Die Tiere entfernten sich, außer auf der Wanderschaft, kaum weiter als 10 m von einem Fluchtloch oder Bauzugang. Aus der Verbindung der äußersten Fluchtlöcher auf diesen Karten ergab sich deshalb die Territoriumsgröße. Das so ermittelte Polygon wurde von den Tieren vollständig, wenn auch unterschiedlich intensiv genutzt (vgl. ODUM & KUENZLER 1955). Mit dieser Methode konnten aber nicht die Grenzen zu benachbarten Gruppen bestimmt werden. Diese wurden zum einen durch Dauerbeobachtungen 1983 ermittelt. Ein Luftbild jeder Alm wurde in Planquadrate (10x10 m) aufgeteilt und die Position jedes sichtbaren Tieres in diesem Raster wurde alle 10 Min. notiert. Die Gesamtbeobachtungszeit von 171 h war annähernd gleich auf alle aneinandergrenzenden Territorien verteilt. Zum anderen

wurden mit den gleichen Luftbildern während der gesamten Dauer der Untersuchung die Fangorte von Tieren und ihre Aufenthaltsorte während der täglichen Kontrollgänge registriert. Die Daten geschlechtsreifer Tiere (vgl. S. 14) aus beiden Quellen ergaben die Grenzen der Familienterritorien, die Überlappungsgebiete zu benachbarten Gruppen und die Veränderungen im Laufe der Untersuchung (Abb. 2,3,4).

7. Statistische Auswertung

Je nach Verteilung der Daten wurden nicht-parametrische oder parametrische statistische Verfahren verwendet (SIEGEL 1956; SOKAL & ROHLF 1981). Die Tests sind an den entsprechenden Stellen angegeben. Wenn nicht anders erwähnt, wurde stets zweiseitig auf Unterschiede geprüft.

Ergebnisse

1. Familienzusammensetzung

Die grundlegende Einheit der sozialen Organisation in der untersuchten Population war ein dauerhaft monogames Paar, im weiteren als territoriales Männchen und territoriales Weibchen bezeichnet, das zusammen mit seinen Nachkommen verschiedener Jahrgänge in einem Territorium lebte. Da Murmeltiere erst spät geschlechtsreif werden und frühestens dann aus der Familie, in der sie aufwuchsen, abwanderten, entstanden größere soziale Gruppen mit mehreren Altersklassen.

Zwischen den Territorien 11 und 12 (Abb. 4) kam es zu einer Vermischung der Jungen (vgl. S. 14). Fünf überwinterten nicht bei der Elternfamilie. Sie wurden nicht zu den abgewanderten Tieren (siehe Definition S. 10), aber ab August zu der Gruppe gezählt, mit der sie ihren ersten Winter verbrachten.

Die Zusammensetzung aller anderen Familien veränderte sich nach dem erstmaligen Erscheinen der Neugeborenen Anfang Juli bis zum Beginn des Winterschlafes, wenn überhaupt, dann nur noch durch Mortalität. Einjährige verblieben bis zur Abwanderung immer in der Familie, mit der sie ihren ersten Winter verbracht hatten. Falls adulte Nachkommen abwanderten, dann hauptsächlich im Mai (vgl. ZELENSKA 1965).

Die größte, bisher gefundene Familie bestand 1985 aus 17 Individuen (11. Abb. 4).

Tab. 1 gibt einen Überblick über die Häufigkeit verschiedener Gruppentypen und wieviele Tiere in den Familien bestimmter Zusammensetzung lebten. Sie zeigt jeweils den Stand im Juli, nach dem Erscheinen der Neugeborenen aus dem Wurfbau.

	1982	1983	1984	1985	Σ
Paar	9 (18)	10 (20)	4 (8)	4 (8)	27 (54)
Paar und Jährlinge	1 (3)	4 (19)	1 (3)	3 (16)	9 (41)
Paar und $\geq$ 2-jährige	4 (13)	1 (3)	- -	2 (13)	7 (29)
Paar und Jährlinge und $\geq$ 2-jährige	- -	- -	3 (26)	1 (8)	4 (34)
Paar und Junge	5 (25)	9 (43)	7 (38)	- -	21 (106)
Paar und Junge und Jährlinge	3 (20)	4 (31)	4 (36)	3 (29)	14 (116)
Paar und Junge und $\geq$ 2-jährige	1 (9)	4 (24)	1 (11)	2 (12)	8 (56)
Paar und Junge und Jährlinge u. $\geq$ 2-jähr.	- -	2 (21)	2 (23)	4 (47)	8 (91)
Σ	23 (88)	34 (161)	22 (145)	19 (133)	98 (527)

Tab. 1: Häufigkeiten von Familiengruppen verschiedener Zusammensetzung in den einzelnen Jahren. In Klammern ist angegeben, wieviele Individuen im jeweiligen Gruppentyp lebten.

Die durchschnittliche Familiengröße betrug 5.4 ($\pm$ 3.27) Tiere. Nur 1982 lebte ein territoriales Weibchen im Sommer und im folgenden Winter ohne Männchen. Der häufigste Familientyp waren Paare mit oder ohne Junge. Die Mitglieder einer Familiengruppe überwinterten immer zusammen in einem Bau, in der Regel stets im gleichen. Von den 22 Familiengruppen, die über mehrere Winter verfolgt wurden (insgesamt 68 Überwinterungen) benutzten vier zwei und eine drei verschiedene Winterschlafbaue (Abb. 2: Gebiet 1, 4; Abb. 4: Gebiet 17, 18, sowie 21 nach Fusion mit 20, vgl. S. 16). Doch auch in diesen Territorien, in denen es offensichtlich mehrere zur Überwinterung geeignete Baue gab, hielten die Tiere immer zusammen in einem Bau Winterschlaf.

2. Territorialität

Territoriale Männchen und Weibchen verteidigten ihr Wohngebiet gegen adulte Fremde des eigenen Geschlechts. Die territorialen Männchen patroullierten hierzu regelmäßig die Grenzen ihrer Gebiete ab. Schwere Bißverletzungen, die territoriale Tiere besonders im Frühjahr hatten, zeigten, daß es dabei zu ernsthaften Kämpfen kam.

Jungtiere, häufig auch noch Jährlinge, durften sich auch in den Gebieten benachbarter Gruppen bewegen. Wenn es dort gleichzeitig Jungtiere gab, war eine Vermischung möglich.

Die Abb. 2,3,4 zeigen die Familienterritorien im Hauptuntersuchungsgebiet. 60.7 ha der waldfreien Fläche von 103.8 ha sind von Murmeltieren bewohnt. Territorien sind durchschnittlich $2.5 (\pm 1.03)$ ha groß und überlappen geringfügig mit denen benachbarter Familien ($\bar{x} = 0.3 \pm 0.25$ ha).

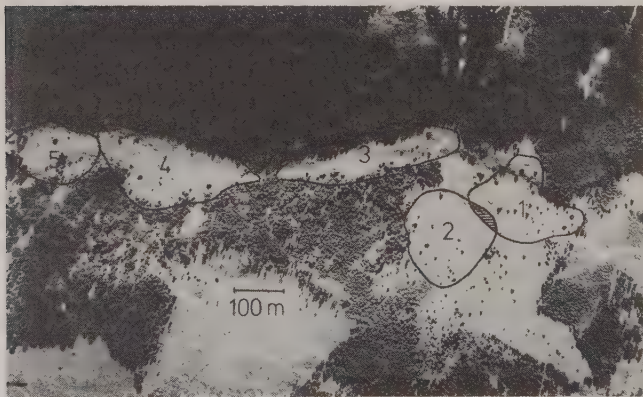


Abb. 2: Luftbild der Gotzentalalm. Eingezeichnet sind die Territoriumsgrenzen der 5 auf der Almfläche lebenden Murmeltierfamilien (1-5). Schraffiert sind die Überlappungsgebiete. Die Punkte zeigen die Lage der zur Überwinterung benutzten Baue.



Abb. 3: Luftbild der Seeaualm. Eingezeichnet sind die Territoriumsgrenzen der 4 auf der Almfläche lebenden Murmeltierfamilien (6-9). Schraffiert sind die Überlappungsgebiete. Die Punkte zeigen die Lage der zur Überwinterung benutzten Baue.



Abb. 4: Luftbild der Büchsen- und Königsbachalm. Eingezeichnet sind die Territoriumsgrenzen der 6 auf der Büchsenalm (10-15) und der 9 auf der Königsbachalm (16-24) lebenden Murmeltierfamilien. Überlappungsbereiche sind schraffiert. Die Punkte zeigen die Lage der zur Überwinterung benutzten Baue. Die gepunkteten Linien zeigen den Verlauf der Grenzen und das Überlappungsgebiet der Territorien 12 und 14 vor der Veränderung (siehe Text).

Die Territoriumsgrenzen waren während der gesamten Untersuchungszeit stabil und veränderten sich auch nicht, wenn verwaiste Territorien neu besiedelt wurden oder territoriale Tiere wechselten. Es gab nur zwei Ausnahmen: Familie 12 wachte 1985 16 Tage vor Familie 14 auf, okkupierte in der Zeit einen großen Teil des benachbarten Familienterritoriums (14) und konnte es auch behaupten (Abb. 4). Im zweiten Fall starb das territoriale Weibchen des Gebietes 21 (Abb. 4) im Winter 1983/84. Im folgenden Frühjahr vertrieb das territoriale Männchen das des Nachbargebietes (20, Abb. 4), und seither bewohnte dieses neue Paar mit den Nachkommen aus den früheren Würfen beide Gebiete.

Wie schon BARASH (1976) beschrieb, durften sich innerhalb eines Territoriums alle Familienmitglieder völlig frei bewegen. Auch die Baue waren für alle zugänglich. sogar säugende Weibchen erlaubten anderen Familienmitgliedern den Zutritt zum Wurfbau. Lediglich in 2 der 98 untersuchten Familienjahre wurde jeweils ein dreijähriger Sohn durch das territoriale Männchen von Mai bis Juli an die Peripherie des Familienterritoriums abgedrängt.

3. Fortpflanzung

Innerhalb der Familien kam unter den Weibchen immer nur das territoriale zur Fortpflanzung. Selbst wenn das territoriale Weibchen in einem Jahr nicht warf, bekam kein anderes, eventuell in der Familie vorhandenes adultes Weibchen Junge. Töchter pflanzten sich, solange sie in der Geburtsfamilie verblieben, nicht fort. Ob das auch auf Söhne zutraf, ist ungeklärt. Territoriale Männchen waren zwar stets dominant, doch verschiedenen Berichten zufolge können Murmeltierweibchen zur Paarungszeit von mehreren Männchen gedeckt werden (MÜLLER-USING 1956, 1957; HEMBECK 1958; KOENIG 1973). Erste Ergebnisse aus der elektrophoretischen

Untersuchung polymorpher Blutproteine bestätigten dies: Die Jungen eines Wurfes können verschiedene Väter haben (ARNOLD unveröffentlichte Daten). 51.5% (± 10.59) der territorialen Weibchen eines Jahres bekamen Junge, durchschnittlich 3.0 (± 1.4 , $N = 49$). Sie pflanzten sich nicht öfter als drei Jahre hintereinander fort, spätestens dann setzten sie ein Jahr aus. Nur einmal warf ein Weibchen auch im 4. Jahr, allerdings nur ein Junges. Ob ein Weibchen in einem Jahr Junge warf, hing nicht davon ab, wie groß die Familiengruppe nach der Abwanderungszeit war (Abb. 5). In diese Analyse gingen nur Gruppen ein, deren territoriale Tiere mindestens einmal gemeinsam überwintert hatten.

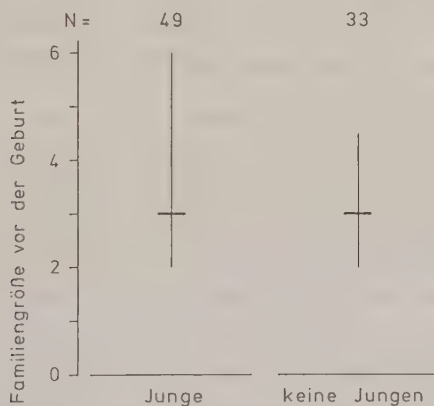


Abb. 5: Zusammenhang zwischen Fortpflanzung und Familiengröße vor der Wurfzeit (Mediane, untere und obere Quartile; Mann-Whitney U-Test, n.s.).

Wenn in einer Familie ein territoriales Tier wechselte, oder wenn ein Paar ein verlassenes Gebiet neu besiedelte, pflanzte sich im gleichen Jahr keine dieser Gruppen erfolgreich fort. Nur zwei Weibchenwechsel stellten Ausnahmen dar. Da aufgrund der Ergebnisse am Gelbbauchmurmeltier (ARMITAGE & DOWNHOWER 1974) bei neugebildeten Paaren schlechterer Fortpflanzungserfolg zu erwarten war, wurde einseitig getestet (Tab. 2).

	Wechsel des		Σ	Neugründung einer Familie	$\Sigma \Sigma$
	terr. ♂	terr. ♀			
Junge	0	2	2	0	2
keine Jungen	6	2	8	3	11
p =	0.027	n.s.	0.045	n.s.	0.008

Tab. 2: Auftreten von Jungen im Jahr des Wechsels territorialer Tiere. Binomialtests, einseitig. Getestet ist gegen die durchschnittliche Fortpflanzungsrate territorialer Weibchen von 51.5% (Σ = alle Wechsel, $\Sigma \Sigma$ = alle Wechsel und Neugründungen).

10 Weibchen aus 13 neuen Paaren erwiesen sich beim Fang im Frühjahr als sicher im Östrus oder trächtig. Vier bekamen tatsächlich Junge, aber nur zwei Würfe verließen den Bau. Deren Mütter waren schon sehr früh, vermutlich noch während der Paarungszeit in ihr neues Territorium eingewandert. Alle anderen Paare hatten sich erst im Mai oder Juni neu gebildet. In einer Familie, in der am 22.6.83 Junge geboren wurden aber nie aus dem Wurfbau kamen, wechselte das territoriale Männchen erst nach der Geburt. Der Wurftag war in diesem Fall genau bekannt, da das Weibchen am Tag vor und nach der Geburt gefangen wurde.

Selbst wenn man nur die 10 Weibchen berücksichtigt, die sich ohne Zweifel während der Paarungszeit in Östrus befanden oder die versuchten sich fortzupflanzen, dann waren sie signifikant erfolgloser als der Rest der ansässigen Population (Binomialtest, einseitig, $N = 10$, $p = 0.02$).

4. Populationsstruktur

Murmeltiere können nach ihrem sozialen Status als "ansässig" oder "wandernd" bezeichnet werden (DOWNHOWER & ARMITAGE 1971). Jedes adulte Alpenmurmeltier hat im Laufe seines Lebens mindestens einmal die beiden Stadien durchgemacht. Es lebte ansässig, sozial in der Geburtsfamilie und

nach der Abwanderung solitär und ohne festen Aufenthaltsort. Falls es territorial werden kann, geht es erneut zur ansässigen, sozialen Lebensweise über.

Im Hauptuntersuchungsgebiet lebten jährlich 88-145 ansässige Tiere ($\bar{x} = 122.8 \pm 24.6$) in 19-24 Familiengruppen. Wandernde Tiere hatten nur begrenzte Möglichkeiten sich als Territoriumsbesitzer zu etablieren. Entweder mußten sie ein territoriales Tier vertreiben, um dessen Platz einzunehmen (8 Fälle), oder ein Territorium finden, in dem der Paarpartner ihres eigenen Geschlechts fehlte (2 Fälle). Daß sich ein Pärchen zusammenfand und eine neue Familie gründete, kam nur dreimal in bereits früher von Murmeltieren besiedelten Gebieten vor, deren Bewohner ausgestorben waren (Tab. 2).

		1982			1983			1984			1985			Σ		
		♂♂	♀♀	p =	♂♂	♀♀	p =	♂♂	♀♀	p =	♂♂	♀♀	p =	♂♂	♀♀	p =
Ansässige	Junge	16	11	n. s.	36	19	0.03	27	22	n. s.	16	7	0.094	95	59	0.005
	Jährlinge	4	3	n. s.	18	11	n. s.	24	8	0.008	23	17	n. s.	69	39	0.005
	Zweijährige	6	3	n. s.	5	2	n. s.	10	9	n. s.	21	6	0.007	42	20	0.008
	nicht terr. Adulte	?	?	-	1	1	n. s.	1	-	n. s.	5	-	0.062	7	1	0.07
	territoriale Adulte	22	23	n. s.	34	34	n. s.	22	22	n. s.	19	19	n. s.	97	98	n. s.
Wanderer	Zweijährige	?	?	-	4	2	n. s.	5	2	n. s.	4	2	n. s.	13	6	n. s.
	Adulte	?	?	-	12	5	0.142	8	5	n. s.	8	12	n. s.	28	22	n. s.
Σ		88			184			165			159			596		

Tab. 3: Geschlechterverhältnisse in den einzelnen Altersklassen von ansässigen und wandernden Tieren. Die Häufigkeiten von Jungen entsprechen dem Stand im Juli, nach dem erstmaligen Erscheinen aus dem Wurfbaue. Tiere, die innerhalb eines Jahres abgewandert und wieder territorial geworden sind, erscheinen sowohl unter "Ansässige terr. Adulte" als auch unter "Wanderer". Binomialtests, Erwartungswert $P = Q = 0.5$.

Tab. 3 zeigt die Populationsstruktur während des Untersuchungszeitraumes 1983 einschließlich der Nebenuntersuchungsgebiete. Zu Beginn der Studie, nach den langen Wintern 1980/81 und 1981/82, war die Murmeltierdichte am geringsten, erreichte aber bereits 1983 wieder den Stand der nachfolgenden Jahre. Die Dichte betrug im Hauptuntersuchungsgebiet durchschnittlich 1.2 (± 0.24) Tiere pro ha waldfreie Fläche, bzw. 2.0 (± 0.40) Tiere pro ha besiedeltes Gebiet.

4.1. Geschlechterverhältnis

Jedes Jahr erschienen mehr Männchen als Weibchen aus den Wurfbaue (Tab. 3). Dieses verschobene Geschlechterverhältnis war nach kurzen Wintern (1983, 1985) ausgeprägter als nach langen Wintern (1982, 1984). Solange die Nachkommen in der Elternfamilie verblieben, veränderte sich das Geschlechterverhältnis unter ihnen nicht signifikant ($\chi^2 = 2.65$, $N = 332$, $FG = 3$, n.s., Abb. 6).

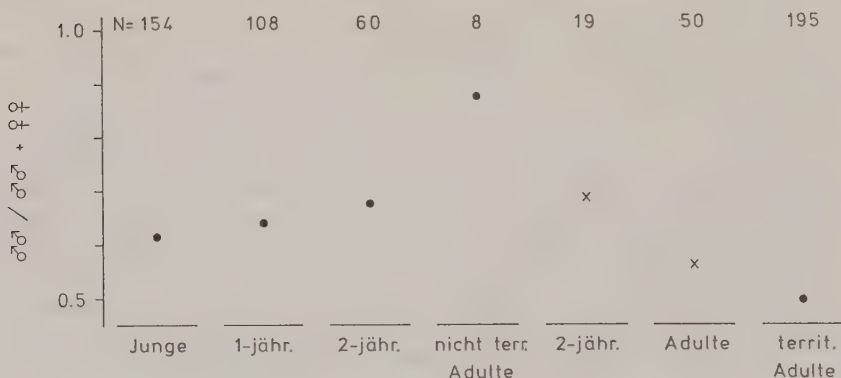


Abb. 6: Die Veränderung des Geschlechterverhältnisses mit dem Alter und den sozialen Stadien. Die Daten aller Jahre sind zusammengefaßt (siehe Tab. 3). • = ansässige Tiere, x = wandernde Tiere. Die Veränderungen sind signifikant ($\chi^2 = 14.0$, $FG = 6$, $p = 0.03$).

Unter den Wanderern verschwanden mit der Zeit mehr Männchen, weshalb es ebensoviele territoriale Männchen wie Weibchen gab (Tab. 3, Abb. 6). Mit der Annahme alleiniger Vaterschaft des jeweiligen territorialen Männchens (vgl. S. 16, 17) war das Geschlechterverhältnis der sich fortpflanzenden Tiere also 1:1 (Abb. 6).

Die Überzahl der Männchen unter den Jungtieren war nicht auf bestimmte Mütter zurückzuführen. Von den 30 Weibchen, die sich im Untersuchungszeitraum fortpflanzten, warf keines nachweisbar häufiger ein Geschlecht als die anderen (Kolmogorov-Smirnov-Test, erwartetes Geschlechterverhältnis der Nachkommen = Populationsgeschlechterverhältnis der Jungen (Tab. 3), $N = 94$, $d_{\max} = 0.049$, n.s.); dennoch hatte immerhin ein Weibchen unter ihren 7 Jungen aus 2 Würfen keine Tochter. Die einzelnen Almen des Hauptuntersuchungsgebietes unterschieden sich hinsichtlich der Zahl der dort geborenen Männchen ebensowenig (Kolmogorov-Smirnov-Test, erwartetes Geschlechterverhältnis einer Alm = Populationsgeschlechterverhältnis der Jungen, $N = 90$, $d_{\max} = 0.06$, n.s.). Das Geschlechterverhältnis in den Würfen hing nicht nachweisbar mit ihrer Größe zusammen (Tab. 4).

Wurf- größe	Zahl der Würfe	$\sigma^2\sigma^2$	
		erwartet	beobachtet
1	10	6.2	6
2	6	7.4	9
3	16	29.6	33
4	11	27.2	27
5	8	24.7	20

Tab. 4: Geschlechterverhältnis in Würfen und Wurfgröße. Die Erwartungswerte errechnen sich aus dem Populationsgeschlechterverhältnis unter den Jungen, summiert von 1982 - 1985 (Tab. 3). ($\chi^2 = 1.62$, FG = 4, $N = 95$, n.s.)

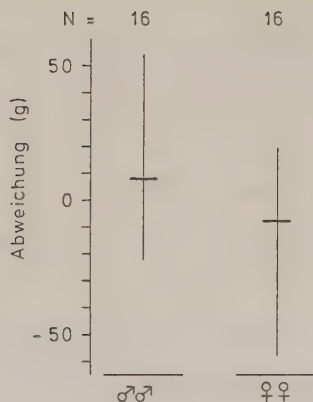


Abb. 7: Geschlechtsunterschiede im Entwöhnungsgewicht (Mediane, unteres und oberes Quartil der Abweichungen vom mittleren Gewicht im Wurf; Mann-Whitney U-Test, n.s.).

Mit den Gewichten von Jungtieren ließ sich ermitteln, ob die Geschlechter unterschiedlich schnell wuchsen. Es wurden dabei die Abweichungen individueller Gewichte vom mittleren Jungengewicht des Wurfs, zu dem die Tiere gehörten, verglichen. Dadurch kamen Gewichtsunterschiede zwischen Würfen nicht zum Tragen. In die Auswertung gingen nur innerhalb von 10 Tagen nach dem erstmaligen Erscheinen der Jungen aus einem Wurfbau gemessene Gewichte ein. Die ersten Ausflüge der Jungen aus dem Wurfbau finden etwa zum Zeitpunkt der Entwöhnung statt (siehe S. 5 und Def. S. 9). Bis zur Entwöhnung war kein signifikanter Unterschied zu finden (Abb. 7), obwohl die Männchen etwas schwerer zu sein schienen.

Nach dem Verlassen des Wurfbau es wuchsen die Männchen zwar nur wenig, aber signifikant schneller als die Weibchen (Abb. 8).

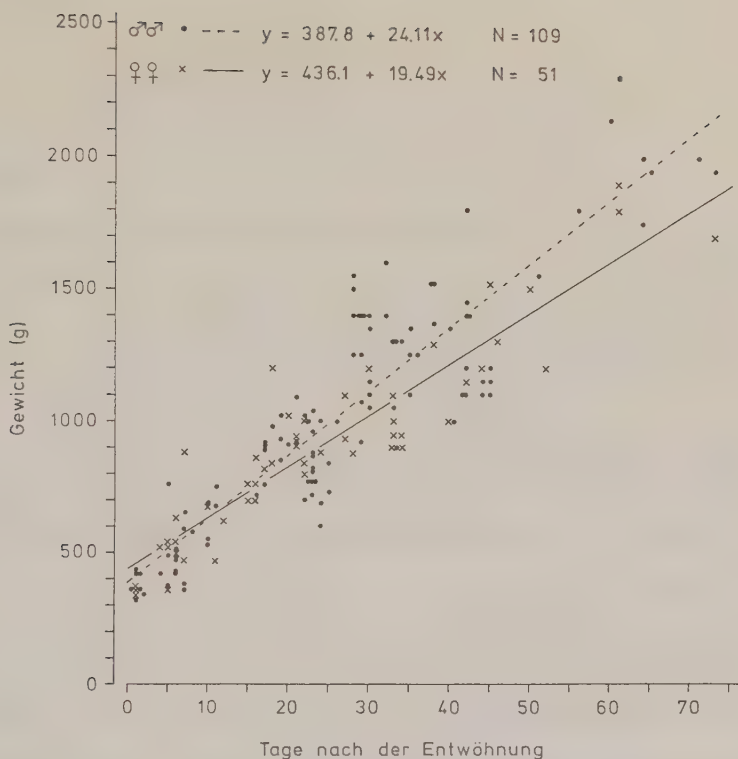


Abb. 8: Geschlechtsspezifische Gewichtszunahme von Jungtieren nach dem erstmaligen Verlassen des Wurfbaues. Beide Geschlechter nehmen signifikant an Gewicht zu ($p < 0.001$), die Männchen schneller als die Weibchen (Kovarianzanalyse, $p = 0.01$)

5. Abwanderung

Die meisten Nachkommen blieben über die Geschlechtsreife nach der zweiten Überwinterung hinaus bis nach der dritten Überwinterung, manchmal sogar noch länger in der elterlichen Familie. Nur 24% der Zweijährigen wanderten ab (Tab. 5).

	2-jährige		3-jährige	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
abgewandert	8	5	14	12
nicht abgew.	35	16	7	1

Tab. 5: Alter und Geschlechterverhältnisse abwandernder und noch in der Familie bleibender Tiere. Dreidimensionaler G-Test (SOKAL & ROHLF 1981); Hypothesen:

- keine Interaktion zwischen Alter und Abwanderung $p < 0.001$
- keine Interaktion zwischen Abwanderung und Geschlecht n.s.
- keine Interaktion zwischen Alter und Geschlecht n.s.
- keine Interaktion zwischen Alter und Geschlecht und zwischen Abwanderung und Geschlecht n.s.

Obwohl Weibchen zu früheren Abwanderungen tendierten, war dieser Geschlechtsunterschied nicht signifikant. Das Geschlechterverhältnis von den Zwei- zu den Dreijährigen hin verschob sich deshalb auch nicht nachweisbar.

Da Östrus bei dreijährigen Weibchen nicht signifikant häufiger festgestellt wurde als bei zweijährigen, fehlte eine nachweisbare Beziehung zwischen Abwanderung und Östruszustand (Tab. 6). Trotzdem scheinen Alter, Östrus und Abwanderung zusammenzuhängen, was aber erst eine größere Stichprobe zeigen könnte.

	Östrus		kein Östrus	
	2-j.	3-j.	2-j.	3-j.
abgewandert	1	7	2	3
nicht abgewandert	2	1	10	1

Tab. 6: Östruszustand abwandernder und noch in der Familie verbleibender zwei- und dreijähriger Weibchen. Dreidimensionaler G-Test; Hypothesen:

- keine Interaktion zwischen Alter und Abwanderung $p = 0.006$
- keine Interaktion zwischen Östrus und Alter n.s.
- keine Interaktion zwischen Östrus und Abwanderung n.s.
- keine Interaktion zwischen Alter und Abwanderung und zwischen Östrus und Abwanderung $p = 0.08$

Dreijährige Tiere beider Geschlechter waren voll ausgewachsen und unmittelbar nach dem Winterschlaf ebenso schwer wie ältere (t-Test, n.s.). Um festzustellen, ob der Zeitpunkt der Abwanderung vom individuellen Gewicht beeinflusst wird (BARASH 1974b), wurden die Körpergewichte abgewanderter und in der elterlichen Familie verbliebener zwei- und dreijähriger Tiere verglichen (Abb. 9).

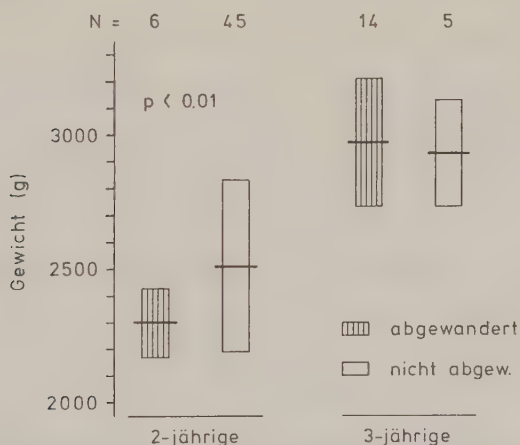


Abb. 9: Gewichte abgewanderter und nicht abgewanderter zwei- und dreijähriger Tiere gemessen in der Zeit vom 18.4.-22.5. Dreijährige sind deutlich schwerer als Zweijährige (t-Test, $p < 0.001$). Dreijährige Abgewanderte sind nicht schwerer als Dreijährige, die noch in der Geburtsfamilie blieben. Abgewanderte Zweijährige sind leichter als nicht abgewanderte (t-Test, $p < 0.01$).

Da Alpenmurmeltiere starke, saisonale Gewichtsveränderungen aufweisen (Kap. II), gingen hier nur vergleichbare, innerhalb einer relativ kurzen Zeitspanne während der Hauptwanderzeit erhobene Daten ein. In keiner Gruppe unterschieden sich die Geschlechter im Gewicht voneinander (t-Tests, bzw. U-Tests, alle n.s.) und wurden deshalb zusammengefaßt. Dreijährige waren zwar deutlich schwerer als Zweijährige, aber abgewanderte Dreijährige waren nicht schwerer als gebliebene. Unter den

Zweijährigen waren sogar Tiere, die noch blieben, deutlich schwerer als die bereits abgewanderten. Zu geringes Gewicht erklärte also nicht, warum ein geschlechtsreifes Tier noch ein weiteres Jahr in der Familie blieb.

Nun wurde geprüft, ob das Ausmaß der Abwanderung von der Größe der Familie nach dem Winterschlaf abhing. In die Analyse gingen nur Gruppen ein, in denen auch potentielle Auswanderer, d.h. Zwei- oder Dreijährige lebten. In drei dieser Familien wechselte ein territoriales Tier. Die dadurch veränderten Verwandtschaftsverhältnisse beeinflussten möglicherweise die Abwanderung, weshalb diese Gruppen nicht berücksichtigt wurden. Je mehr Tiere in einer Familie waren, desto mehr verließen sie im folgenden Frühjahr ($r_s = 0.549$, $p = 0.015$, $N = 19$). War dies ein Epiphänomen der Altersstruktur? In großen Familien befanden sich doch mehr Dreijährige, die bevorzugt abwanderten (Tab. 5). Die Korrelation der Anzahl abgewanderter Tiere aus einer Familie mit dem Durchschnittsalter der darin lebenden Nachkommen war zwar nicht signifikant ($r_s = 0.406$, $p = 0.084$, $N = 19$), ließ aber einen derartigen Effekt vermuten. Eine multiple Regression bestätigte den Verdacht: Unabhängig von der Familiengröße wanderten aus Gruppen mit hohem Durchschnittsalter der dort lebenden Nachkommen (Variable 2) mehr Tiere ab (standardisiertes $b = 0.426$, $p = 0.04$). Der Einfluß der Familiengröße (Variable 1), unabhängig von der Altersstruktur, war aber stärker (standardisiertes $b = 0.607$, $p = 0.006$). Beide Variable erklärten 43.3% der Varianz der Abwanderungsdaten ($y = -4.12 + 0.34x_1 + 1.51x_2$, $p = 0.01$, $N = 19$).

Von den im Hauptuntersuchungsgebiet geborenen und abgewanderten Tieren (Tab. 5) siedelten sich nur 7 (=15.6%) innerhalb dieses Gebietes wieder an (Abb. 10). Diese sieben Tiere konnten noch im Jahr ihrer Abwanderung territorial werden, davon sechs nicht weit von dem Gebiet, in dem sie

aufgewachsen waren. Alle anderen abgewanderten Tiere wurden nicht mehr wiedergesehen oder -gefangen.

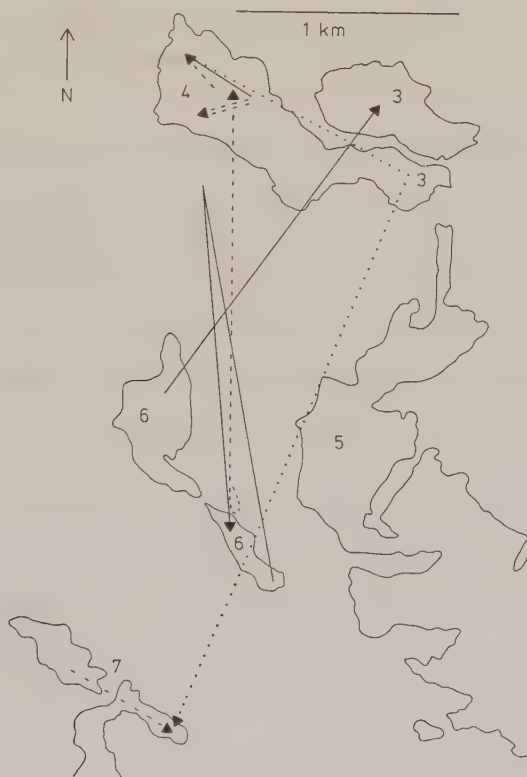


Abb. 10: Wanderungsstrecken von Tieren im Untersuchungsgebiet. Durchgezogene Linien sind die Strecken aus der Geburtsfamilie abgewanderten Männchen, gestrichelte die der Weibchen. Es ist jeweils die kürzeste Verbindung von Fangorten eingezeichnet. Die Pfeilspitze zeigt den Ort der Wiederansiedlung. Die gepunktete Linie stellt die maximal festgestellte Wanderungsstrecke eines adulten Männchens dar, das bereits beim Erstfang nicht ansässig war (Nummerierung der Almen vgl. Abb. 1).

Unter den sechs Tieren, die nahe ihres Geburtsortes territorial wurden (Abb. 10), waren nicht bevorzugt Zweijährige (Binomialtest, Erwartungswerte nach dem Altersverhältnis aller Abwanderer berechnet

(Tab. 5), n.s.). Zur Klärung der Frage, ob Männchen weiter oder länger wandern als Weibchen, reichte das Datenmaterial nicht. Ein 1983 zweimal als Wanderer gefangenes Männchen wurde 1984 in einem Gebiet, in dem es nicht überwintert hatte, territorial; es war also mindestens ein Jahr und einen Winter nicht sesshaft gewesen.

Eine erwachsene Tochter, die 1983 im Östrus war, wanderte im Mai dieses Jahres aus der Geburtsfamilie (Territorium 11, Abb. 4) ab und wurde kurz darauf etwa 2 km davon entfernt im Wald gefangen. Nach 3 Wochen kehrte sie wieder in die elterliche Familie zurück, in der mittlerweile die Jungen aus dem Wurfbau gekommen waren und wurde auch wieder akzeptiert (Abb. 10, die zum Ausgangspunkt zurückführende Linie). Sie warf selbst keine Jungen und überwinterte ein weiteres Mal mit der Gruppe, bevor sie im folgenden Frühjahr endgültig verschwand.

Die größte nachgewiesene Wanderstrecke - etwa 4 km Luftlinie - legte ein adultes Männchen 1983 zurück (Abb. 10, gepunktete Linie). Es wurde erstmals am 28.4. als Wanderer in Gebiet 14 (Abb. 4) gefangen, dann am 11.5. im Gebiet 17 (Abb. 4) und schließlich am 23.6. im Gebiet 4 (Abb. 3), wo es seither territorial ist.

6. Mortalität

Alle aus dem Hauptuntersuchungsgebiet verschwundenen Jungen und Jährlinge waren sicher gestorben, da so junge Tiere niemals als Wanderer gefangen oder gesehen wurden. Ältere, nicht mehr aufzufindende Tiere galten als abgewandert, solange ihr Tod nicht sicher festzustellen war. Wenn Tiere im Herbst noch gesehen wurden, aber im folgenden Frühjahr nicht mehr aus dem Winterschlafbau erschienen, hatten sie den Winter nicht überlebt. Die Mortalität von Wanderern war nicht quantifizierbar.

Nur drei markierte Tiere starben nachweislich während des Sommers. Ein

territoriales und ein wanderndes Weibchen wurden tot aufgefunden, ein Jungtier auf der Forststraße überfahren.

Raubfeinde spielten für ältere Tiere als Mortalitätsursache kaum eine Rolle. Nur ein noch unmarkierter Jährling wurde 1982 vom Fuchs erbeutet. Jungtiere waren dagegen stärker gefährdet, vielleicht schon vor ihrem erstmaligen Erscheinen aus dem Wurfbau, sicher aber während der ersten Tage danach, wenn sie noch sehr unvorsichtig waren. 1985 wurden mindestens 5 Junge noch vor der Markierung von Fuchs oder Marder gerissen. Deshalb könnten die in früheren Jahren gefundenen kleinen Würfe möglicherweise schon vor der Markierung dezimiert worden sein.

In Tab. 7 ist die Mortalität nach Jahreszeiten, Altersgruppen und Geschlecht getrennt dargestellt.

	Sommer- mortalität		Winter- mortalität		p
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	
Junge	1	-	10	10	< 0.001
terr. Adulte	-	1	4	4	= 0.008

Tab. 7: Todesfälle unter den im Hauptuntersuchungsgebiet ansässigen, markierten Tieren, von Juni 1982 bis zum Ende des Winterschlafes 1985. Sowohl bei Jungtieren, als auch bei terr. Adulten überwiegt die Wintermortalität (Binomialtest, $P = Q = 0.5$).

Von den ansässigen Tieren starben nur Junge und territoriale Adulte und davon 93% während des Winters. Selbst wenn man die bekannten Todesfälle unmarkierter Tiere miteinbezieht, bleibt die Mortalität während des Winters mit 78% signifikant über der des Sommers. obwohl dann 4 Sommer mit 3 Wintern verglichen werden (Binomialtest, $P = Q = 0.5$, $N = 36$, $p = 0.002$).

Die Geschlechter unterschieden sich hinsichtlich der Mortalität in keiner Alterklasse (Tab. 7, χ^2 Test, Erwartungswerte aus dem Populationsgeschlechterverhältnis der jeweiligen Alterklasse errechnet, Tab. 3, n.s.)

6.1. Mortalität und Familienzusammensetzung

Wie wahrscheinlich Murmeltiere den Winter überlebten, war davon abhängig, in welcher Zusammensetzung eine Familiengruppe überwinterte. In Tab. 8 ist die Wintermortalität, je nach Familientyp in dem sie auftrat, aufgeschlüsselt.

Anzahl	Paar	Paar mit » 1j. Nachkom.	Paar mit Jungen	Paar mit » 1j. Nachkom. und Jungen
Familien	20	12	18	19
Junge	-	-	59	61
territ. Adulte	40	24	35	38
gestorbene Junge	-	-	15	5
gestorbene terr. Adulte	2	0	6	0

Tab. 8: Familienzusammensetzung und Wintermortalität. Für die Dauer der Untersuchung (3 Winter) ist zusammengefaßt, wieviele Familien bestimmter Zusammensetzung es im Herbst gab, wieviele Junge, bzw. territoriale Adulte darin lebten (= Basis für Erwartungswerte) und wieviele davon im folgenden Winter starben. Gestorbene Junge: χ^2 -Test, $p = 0.03$; gestorbene territoriale Adulte (nur aus Familien mit Jungen): exakter Fisher-Test, $p = 0.03$.

Mehr Junge als erwartet starben in Familien, die nur aus Jungen und deren Eltern bestanden. Adulte Tiere überlebten nur dann nicht, wenn sie ohne ältere Nachkommen überwinterten. Dieses Ergebnis ist signifikant, obwohl nur territoriale Tiere berücksichtigt wurden. Hätte man alle Älteren, in

den verschiedenen Gruppentypen lebenden Tiere miteinbezogen, dann wären die beobachteten Werte noch extremer von den erwarteten abgewichen. Ganze Gruppen starben nur aus, wenn Eltern alleine mit Jungen im Winterbau waren (insgesamt 15 Todesfälle).

Diskussion

1. Sozialer Status und Territorialität

Ein wesentliches Merkmal einer Murmeltierpopulation ist ihre Gliederung in einen ansässigen und einen wandernden Teil.

Die Tiere leben sozial und sind an einem Ort ansässig, bis sie aus der Geburtsfamilie abwandern. Hatten benachbarte Familien gleichzeitig Junge, so wechselten diese gelegentlich die Familie und blieben bis zur Abwanderung bei den Nachbarn (S. 10). Trotzdem wird in den meisten Fällen die Bezeichnung Familie auch genealogisch gerechtfertigt sein. Die genauen Verwandtschaftsverhältnisse werden zur Zeit anhand polymorpher Blutproteine untersucht (ARNOLD in prep.).

Nach der Abwanderung leben Alpenmurmeltiere solitär und ohne festen Aufenthaltsort. Sie legen während dieser Wanderzeit weite Strecken zurück (Abb. 10); ihre Mortalität ist vermutlich hoch.

Die meisten abgewanderten Tiere wurden nicht wieder gefunden. Sie mußten weit und/oder lange gewandert sein, oder lebten nicht mehr. Wahrscheinlich stirbt ein großer Teil der Wanderer während des Winters, denn unbewohnte, zur Überwinterung geeignete Baue sind selten. Wo wandernde Tiere überwintern, war nie festzustellen. Mortalität durch Raubfeinde spielt bei Wanderern vermutlich eine wesentlich größere Rolle als bei ansässigen Tieren. Wanderer halten sich viel im Wald auf, wo sie Feinde schlechter entdecken können und in unbekanntem Gebiet, das ihnen kaum Unterschlupf bietet. Ebenso fehlt ihnen das effiziente Warnsystem der sozialen Gemeinschaft (HOFER & INGOLD 1985).

Unter Murmeltierweibchen pflanzen sich nur territoriale fort. Männchen haben dagegen schon Fortpflanzungschancen wenn sie noch nicht territorial sind (S. 16, 17), vermutlich aber nur geringe. Für hohen und regelmäßigen

Reproduktionserfolg benötigen auch sie ein eigenes Territorium.

Territorial zu werden und damit erneut zur sozialen und ansässigen Lebensweise überzugehen gelingt nur wenigen Wanderern (S. 26). Die meisten Murmeltiere werden sich daher nie fortpflanzen.

Territoriumsbesitzer verteidigen ihr Gebiet gegen gleichgeschlechtliche Rivalen. Jungtiere und Jährlinge halten sich zwar hauptsächlich im Gebiet ihrer Eltern auf, sie dürfen sich aber auch in den Territorien der Nachbarn bewegen, wie schon BARASH (1976) fand. Territoriale Tiere tolerieren noch nicht geschlechtsreife Nachkommen benachbarter Gruppen jedoch nicht uneingeschränkt: In den Gebieten 10, 11 und 12 (Abb. 4) wurden 1983 Junge geboren, die in ihrem ersten Sommer, wie üblich, oft in den Nachbargebieten zu sehen waren. 1984 als Jährlinge und sogar noch 1985 als Zweijährige, benützten die Nachkommen der Gebiete 11 und 12 weiterhin beide Territorien ungehindert. Die Nachkommen des Gebietes 10 wurden dagegen schon 1984 als Jährlinge vom territorialen Männchen des Gebietes 11 nicht mehr geduldet.

Allein das Alter fremder Tiere bestimmt also nicht, ob territoriale Tiere sie dulden. Vielleicht deutet sich hier die Fähigkeit zur Sippenerkennung an und ähnlich wie beim Gelbbauchmurmeltier (ARMITAGE & JOHNS 1982) spielt Verwandtschaft eine Rolle. Es ist nicht auszuschließen, daß territoriale Männchen Väter von Jungen benachbarter Gebiete sind. Außerdem hat vermutlich ein beträchtlicher Teil der Murmeltiere einer Alm gemeinsame Vorfahren: 6 der 7 im Hauptuntersuchungsgebiet geborenen, abgewanderten und territorial gewordenen Tiere siedelten sich nahe ihrer Geburtsfamilie wieder an (Abb. 10).

Innerhalb eines Territoriums durften sich alle Mitglieder einer Familie immer frei bewegen. Im Gegensatz zu BARASH's Befund (1976), hielt sich kein Individuum bevorzugt in einem eigenen Bau auf. Randmännchen

("satellite males", BARASH 1976) wurden während dieser Untersuchung nur zweimal gefunden (S. 16). In beiden Fällen drängte das aggressive territoriale Männchen einen dreijährigen Sohn an den Rand des Territoriums ab. Im Laufe des Sommers verschwand die Aggressivität des territorialen Männchens (vgl. BARASH 1976) und die ganze Familiengruppe überwinterte gemeinsam.

2. Geschlechterverhältnisse

Alpenmurmeltiere nehmen innerhalb der Gattung *Marmota* eine Sonderstellung ein, denn bei allen anderen untersuchten Arten weicht das Geschlechterverhältnis unter den Jungtieren nicht von 1:1 ab (GRIZELL 1955; SNYDER & CHRISTIAN 1960; SNYDER 1962; BIBIKOW 1968; DOWNHOWER & ARMITAGE 1971; BARASH 1973b; ARMITAGE & DOWNHOWER 1974; SVENDSEN 1974; JOHNS & ARMITAGE 1979).

Ein genetischer Mechanismus, wie er bei Waldlemmingsen und arktischen Lemmingsen gefunden wurde (fertile XY-Weibchen, die nur Töchter werfen, KALELA & OKSALA 1966; GROPP et al. 1976, 1978; BENGTTSSON 1977; FREDGA et al. 1977; GILEVA 1980), kann dafür nicht verantwortlich sein, denn es wurden mehr Männchen entwöhnt (Tab. 3). Außerdem gab es keine Weibchen die mehr Junge eines Geschlechtes produzierten als vom Populationsgeschlechterverhältnis der Jungtiere her zu erwarten war (S. 21).

Das verschobene Geschlechterverhältnis bei Alpenmurmeltieren läßt unterschiedliche elterliche Brutpflegeinvestitionen in Söhne und Töchter vermuten und soll nun im Zusammenhang mit verschiedenen Theorien dazu diskutiert werden:

MAYNARD SMITH (1980) nahm an, das Geschlechterverhältnis sei zum Zeitpunkt der Befruchtung durch den Mechanismus der Meiose bei 1:1 fixiert und die

elterliche Brutfürsorge würde je nach reproduktivem Wert auf Söhne und Töchter verteilt. Für Alpenmurmeltiere trifft diese Theorie wohl nicht zu: Die Überzahl der Männchen in allen Würfen (Tab. 4) könnte sich zwar durch höhere Sterblichkeit der Weibchen zwischen Befruchtung und Entwöhnung einstellen, doch in allen bisher bekannten Fällen geschlechtsunterschiedlicher Mortalität starben bei Säugern mehr Männchen als Weibchen (RALLS et al. 1980). Das verschobene Geschlechterverhältnis bei Alpenmurmeltieren entsteht daher wahrscheinlicher, weil mehr Y- als X-Spermien die Oocyten befruchten.

Eher scheint also FISHER's (1930) Theorie zu gelten, nach der die Eltern gleich viel in Söhne und Töchter investieren sollten wobei das Geschlechterverhältnis als variabel angesehen wird ($\text{Zahl der Söhne} / \text{Zahl der Töchter} = \text{Kosten einer Tochter} / \text{Kosten eines Sohnes}$). Männliche Jungtiere verursachen aber nicht weniger Kosten als weibliche:

- (1) Zum Entwöhnungszeitpunkt waren die Männchen auf keinen Fall leichter (Abb. 7).
- (2) Falls Junge nach der Entwöhnung mit den Eltern um Nahrung konkurrieren wären Söhne teurer, denn sie wachsen schneller (Abb. 8).
- (3) Es waren keine Geschlechtsunterschiede in den Kosten zu finden, die Jungtiere während der ersten Überwinterung verursachen (Kap. II).
- (4) Die Männchen sind vor der Abwanderung nicht höherer Mortalität ausgesetzt (S. 20, Tab. 7), was die durchschnittlichen Aufzuchtkosten pro Sohn reduzieren würde (CHARNOV 1982).

Das Geschlechterverhältnis veränderte sich aber nach der Abwanderung (Tab. 3, Abb. 6). Während der Wanderschaft müssen mehr Männchen umkommen als Weibchen, denn unter den territorialen Tieren ist das Geschlechterverhältnis ausgeglichen (Tab. 3, Abb. 6). Die Sterblichkeit nach der Entwöhnung sollte das optimal zu produzierende

Geschlechterverhältnis der Nachkommen, bzw. die geschlechtsspezifische Verteilung der elterlichen Brutpflegeinvestition jedoch nicht mehr beeinflussen (MAYNARD SMITH 1978), außer die Mortalität während der Wanderschaft hinge von der vorangegangenen Brutpflegeinvestition ab (CLUTTON-BROCK & ALBON 1982). Gerade das könnte aber der Fall sein, denn stärkere Jungtiere dürften auch mehr Chancen haben die Wanderzeit zu überleben. Dies gilt aber für beide Geschlechter, und erklärt deshalb nicht die Überzahl der Männchen.

Die höhere Mortalität der Männchen nach der Abwanderung ist (bedingt durch das Paarleben territorialer Tiere) wahrscheinlicher eine Folge, als die Ursache des verschobenen Geschlechterverhältnisses nach der Entwöhnung.

Eine weitere Theorie, die versucht verschobene Geschlechterverhältnisse zu erklären, formulierten TRIVERS & WILLARD (1973). Sie gingen dabei von einem, bei 1:1 evolutionär stabilen Populationsgeschlechterverhältnis der Jungen aus. Ein Weibchen sollte dann bevorzugt Söhne werfen, wenn es in relativ guter Verfassung ist, d.h. seine Jungen vermutlich kräftiger werden als die anderer Mütter (vorausgesetzt Männchen haben eine höhere Varianz im Fortpflanzungserfolg). Wegen der heftigeren intrasexuellen Konkurrenz der Männchen hätten starke Söhne mehr Fortpflanzungschancen als starke Töchter. Schwache Töchter würden dagegen wahrscheinlicher Enkel produzieren als schwache Söhne.

Die Hypothese von TRIVERS & WILLARD (1973) muß aus drei Gründen für Alpenmurmeltiere abgelehnt werden:

- (1) Das Populationsgeschlechterverhältnis unter den Jungen ist nicht 1:1.
- (2) Es gab keine Weibchen, die bevorzugt Töchter warfen (S. 21); relativ schwache Weibchen sollten dies aber tun.
- (3) Ob die Varianz im männlichen Fortpflanzungserfolg um soviel höher ist als die im weiblichen, daß die Vorteile einer verstärkten Investition in

Männchen auch zum Tragen kämen, bleibt zweifelhaft.

Lediglich der, nach kürzeren Wintern (1982/83 und 1984/85) stärkere Trend zu mehr Männchen unter den entwöhnten Jungen (Tab. 3) ist im Sinne der Hypothese von TRIVERS & WILLARD (1973) interpretierbar: In kürzeren Wintern verlieren die Tiere weniger Gewicht, d.h. die Weibchen haben nach dem Winterschlaf noch mehr Fettreserven (Kap. II).

Am überzeugendsten ist es, die ungleiche Verteilung der Geschlechter unter den Jungtieren als Folge der Konkurrenz der Weibchen um die territoriale Position, d.h. eine "lokale Ressource", zu sehen (CLARK 1978; BULMER & TAYLOR 1980). In einer Gruppe kann sich immer nur ein Weibchen fortpflanzen (die möglichen Gründe werden im 3. Abschnitt diskutiert). Für territoriale Weibchen sind adulte Töchter, im Gegensatz zu Söhnen, Konkurrenten. Bezieht man die höheren Kosten, die Töchter durch intrasexuelle Konkurrenz nach der Entwöhnung einer Mutter verursachen mit ein (CLUTTON-BROCK et al. 1982), dann könnte sich für Alpenmurmeltiere FISHER's Gleichgewicht ergeben.

Mehr Söhne als Töchter zu produzieren wäre aber nur für Mütter vorteilhaft. Warum verändern Männchen das Geschlechterverhältnis ihrer Nachkommen nicht zu ihrem Vorteil? Entweder ist es ihnen physiologisch nicht möglich, oder der Selektionsdruck auf die Manipulation des Verhältnisses von Töchtern zu Söhnen ist bei ihnen schwächer: Falls ein adulter Sohn mit der Mutter kopuliert, schließt dies das territoriale Männchen nicht vollständig von der Fortpflanzung aus. Es kann trotzdem noch Vater von Jungen im Wurf sein (S. 16, 17), oder es hat wenigstens die Chance, in Nachbarterritorien Junge zu zeugen.

Weitere Hinweise auf die höhere intrasexuelle Konkurrenz unter Weibchen geben die Erfahrungen aus zoologischen Gärten: Es ist unmöglich,

erwachsene Weibchen über längere Zeit zusammen in einem Gehege zu halten, wogegen Männchen untereinander viel verträglicher sind (PSENNER pers. Mitt.; WIESNER pers. Mitt.).

3. Monogamie

Die Familiengruppen bestanden in allen Jahren (98 Gruppen, Tab. 1) aus einem adulten Paar, das entweder alleine, oder zusammen mit Jungen aus bis zu vier Jahrgängen ein Territorium bewohnte. ZELENKA (1965) kam in seiner Untersuchung an fünf markierten Familien zum gleichen Ergebnis. BARASH (1976) fand dagegen in drei von vier untersuchten Gruppen jeweils zwei adulte Weibchen und ein adultes Männchen. Nur in einer Gruppe pflanzten sich aber beide Weibchen im gleichen Jahr fort; in den beiden anderen könnte eines der beiden Weibchen durchaus eine erwachsene, nicht-reproduktive Tochter gewesen sein.

Über Jahre stabile Paare sind daher als die grundlegende soziale Einheit der Alpenmurmeltiere anzusehen. Zu Partnerwechseln führten nur Tod oder Vertreibung eines Paarpartners (Tab. 2).

Soziale Monogamie muß aber nicht gleichzeitig Fortpflanzungsmonogamie bedeuten (WICKLER & SEIBT 1981). Wie auch die Männchen des eisgrauen Murmeltieres (BARASH 1981), bewachen territoriale männliche Alpenmurmeltiere ihr eigenes Weibchen und versuchen andererseits, während der Paarungszeit Weibchen benachbarter Gebiete zu begatten. Die Jungen eines Wurfes können verschiedene Väter haben (ARNOLD unveröffentlichte Daten). Wie häufig gruppenfremde Männchen Väter sind, oder ob die eigenen Söhne die wichtigeren Konkurrenten für ein territoriales Männchen darstellen, wird derzeit untersucht.

Monogamie würde sich aus der beschränkten Verfügbarkeit eines Geschlechtes, in der Regel der Weibchen, ergeben, entweder wegen einer

geringen Populationsdichte (KLEIMAN 1977), oder nur kurzer und synchronisierter Paarungsbereitschaft eines Geschlechtes (EMLEN & ORING 1977). Beides hindert ein Männchen aus zeitlichen Gründen daran, mehr als ein Weibchen zu finden und sich mit ihm zu paaren.

Für Alpenmurmeltiere trifft diese Hypothese nicht zu. Die Populationsdichte ist keinesfalls so gering, daß die Männchen zusätzliche paarungsbereite Weibchen nicht finden könnten. Auch durch das verschobene Geschlechterverhältnis ist die Weibchenverfügbarkeit nicht so eingeschränkt, daß daraus Monogamie resultieren müßte. Es wurden im Frühjahr immer auch fortpflanzungsfähige, wandernde Weibchen gefangen und häufig lebten in den Familien bereits geschlechtsreife Töchter, die aber nicht warfen. Die Paarungszeit ist zwar relativ kurz, aber die Weibchen kommen nicht synchron in Östrus, da sie nicht gleichzeitig den Winterschlaf beenden (Kap. II; RATTI 1970).

Das operationale Geschlechterverhältnis (EMLEN & ORING 1977) ist unbekannt, denn es war unmöglich, den durchschnittlichen Anteil von Weibchen im Östrus unter den geschlechtsreifen Weibchen zu bestimmen. Es ist aber mit Sicherheit zu den Männchen hin verschoben, da diese während der ganzen Paarungszeit sexuell aktiv sind, die Weibchen aber nur für sehr kurze Zeit (S. 4). Außerdem gibt es in der Population mehr geschlechtsreife Männchen als Weibchen (Tab. 3).

Ein zu den Männchen verschobenes operationales Geschlechterverhältnis läßt Polygynie erwarten (EMLEN & ORING 1977), da ein starkes Männchen dann mehrere Weibchen monopolisieren kann. Darin könnte der Grund liegen, warum Alpenmurmeltiere zwar monogam leben, sich aber auch außerhalb der Paarbeziehung fortpflanzen.

Monogamie würde resultieren, wenn ein Männchen von den Ressourcen, die Weibchen zur Fortpflanzung benötigen (z.B. Baue, Brutplätze oder Nahrung)

nur wenig kontrollieren kann. Erst wenn ein bereits verpaartes Männchen einem zweiten Weibchen bessere Fortpflanzungsmöglichkeiten bietet als andere, noch unverpaarte Männchen, würden Harems entstehen. Die Polygynieschwelle wird also nur überschritten, wenn es für die Weibchen vorteilhaft ist (ORIAN 1969; VERNER & WILLSON 1966). HOLMES (1984) sah ein zu geringes Polygamiepotential der Umwelt (EMLEN & ORING 1977) als Ursache der Monogamie bei *Marmota caligata* : Ein Männchen könne nur dann polygyn sein, wenn entweder mehrere Weibchen mit ihm in einem Bau überwinterten, oder wenn es mehrere Winterschlafbaue in seinem Territorium habe. Das Erste sei nicht möglich, da die um einen Bau verfügbare Nahrung nur für ein Weibchen und seine Jungen reiche, das Zweite nicht, da mehrere Baue und die sie umgebende, ausreichend Nahrung bietende Fläche von einem Männchen nicht verteidigt werden könne.

Für Alpenmurmeltiere bleibt die "Ressourcen-Verteidigungs-Hypothese" in Bezug auf Baue und Nahrung aus mehreren Gründen zweifelhaft, wenngleich sie nicht ganz auszuschließen ist. Da es Territorien gab, in denen mehrere zur Überwinterung geeignete Baue waren, hätten dort Harems vorkommen müssen, außer die Tiere wären nahrungslimitiert. Es war aber kein Zusammenhang zwischen Familiengröße und Territoriumsgröße zu finden und die sehr starke Beweidung der Almen durch Kühe hatte kaum Einfluß auf die Gewichtszunahme der Tiere im Sommer (Kap. II).

Das Territorialverhalten ist ein weiteres Indiz dafür, daß Alpenmurmeltieren, ähnlich wie Gelbbauchmurmeltieren (KILGORE & ARMITAGE 1978), im Sommer Nahrung im Überfluß zur Verfügung steht. Jedes territoriale Tier verteidigte das Gebiet, indem sich sein Paarpartner bewegte nur gegen fremde, adulte Tiere des eigenen Geschlechts; jüngere Tiere durften sich dagegen in fremden Territorien aufhalten. Es handelt sich offenbar nicht um Nahrungsterritorien. Außerdem wären einige

Territorien leicht ohne besonderen Aufwand zu vergrößern gewesen, da sie nicht, oder nicht überall, an andere Territorien angrenzten (Abb. 2, 3, 4). Obwohl die für die Tiere verwertbare Pflanzenmasse nicht gemessen wurde, liegt sie sicher in einem Bereich, wo HOLMES (1984) bereits Polygynie erwarten würde.

Allerdings könnte Nahrungsknappheit im Frühjahr eine Rolle spielen (ANDERSON et al. 1976). Wenn die Tiere den Winterschlaf beenden, sind die Territorien größtenteils noch schneebedeckt (Kap. II). Murmeltiere finden erst nach vollendeter Schneeschmelze ausreichend Nahrung und leben bis dahin hauptsächlich von dem nach dem Winterschlaf noch verbliebenen Körperfett. Ob ein Weibchen sich fortpflanzen kann, hängt in erster Linie von diesen Fettreserven ab (Kap. II), vielleicht aber auch davon, wie bald Nahrung im Territorium verfügbar wird (DOWNHOWER & ARMITAGE 1971). Während der kritischen Zeit bis zum Ende der Schneeschmelze könnten die ersten schneefreien Flächen für Weibchen eine wichtige Ressource darstellen, von der ein Männchen nicht soviel gegen Rivalen verteidigen kann, daß sein Territorium für ein zweites Weibchen attraktiv würde.

Sollte wegen beschränkter Nahrungsverfügbarkeit vor Ende der Schneeschmelze tatsächlich ein Polygamiepotential in der Umwelt bestehen (EMLEN & ORING 1977), dann können die Männchen es jedenfalls nicht nützen. Der nur sehr geringe Größendimorphismus der Geschlechter (Kap. II) ermöglicht es Männchen offenbar nicht, ein wesentlich größeres Gebiet als ein Weibchenterritorium gegen gleichgeschlechtliche Rivalen zu verteidigen.

Die ganzjährige Territorialität der Weibchen läßt sich weder mit der nur kurzzeitigen Nahrungsknappheit im Frühjahr, noch aus der Verfügbarkeit geeigneter Winterschlafbaue befriedigend begründen.

Eine Erklärung bietet vielleicht die soziale Thermoregulation während des Winters (Kap. III). Bei allen bisher untersuchten Murmeltierarten ist die bedeutendste Mortalitätsursache unter den Jungen deren erste Überwinterung (Tab. 7, BARASH 1973b; ARMITAGE & DOWNHOWER 1974; ARMITAGE et al. 1976). Alpenmurmeltiere überleben den Winter in größeren Winterschlafgemeinschaften wahrscheinlicher (Tab. 8). Es ist anzunehmen, daß ein Weibchen alleine seine Jungen kaum über den Winter bringen kann. Bisher kam nur ein derartiger Fall vor: Die Jungen des 1982/83 alleine mit seinem Wurf überwinternden Weibchens überlebten zwar, vielleicht weil dieser Winter besonders kurz und mild war. Sie gehörten aber zu den magersten und kleinsten Jährlingen, die je nach dem Winterschlaf gefangen wurden.

Mütter verlieren während des Winters umso mehr Gewicht, je mehr Junge im Bau sind. Sie investieren also über den Entwöhnungszeitpunkt hinaus bis nach der ersten Überwinterung in die Jungen und ältere Nachkommen helfen dabei (Kap. II). Besteht die Winterschlafgruppe nur aus dem Paar und Jungen scheint auch das territoriale Männchen in die Brutpflege zu investieren (Kap. II). Möglicherweise monopolisiert das Weibchen die Unterstützung der Sippe bei der Überwinterung für sich, indem es keine anderen, sich fortpflanzenden Weibchen im Territorium duldet. Diesem Argument kann man entgegenhalten, daß zwei Mütter mit Jungen, die zusammen mit dem Rest der Gruppe überwintern, doch eine größere und damit überlebensfähigere Winterschlafgemeinschaft wären. Warum diese Alternative bei Alpenmurmeltieren nicht verwirklicht ist, bedarf noch weiterer Untersuchungen zu den Nutzen und Kosten, die ein Individuum bestimmten Alters, bzw. Körpergröße in einer Winterschlafgemeinschaft bestimmter Größe und -zusammensetzung verursacht. Wahrscheinlich kosten zu viele Jungtiere im Bau mehr (vgl. Kap. II), als die Aggregation an Nutzen

bringt; die Gruppengröße bzw. -zusammensetzung wäre also nicht optimal (vgl. Kap. III). Ähnlich wäre erklärbar, warum territoriale Weibchen sogar wenn sie selbst keine Jungen haben, andere reproduzierende Weibchen in der Familie nicht dulden. Die Überwinterung ohne Junge ist in jedem Fall leichter (Tab. 8) und erhöht die Chancen eigener Reproduktion im nächsten Jahr (Kap. II).

Das Paarleben der Alpenmurmeltiere läßt sich am besten als Anpassung an schwierige physikalische Umweltbedingungen (WILSON 1975), nämlich die harten alpinen Winter verstehen. Der gemeinsame Winterschlaf der Paarpartner kann als Symbiose aufgefaßt werden (vgl. WICKLER & SEIBT 1981) und die Jungen erfahren durch die soziale Thermoregulation eine fortgesetzte Brutpflege. Desertieren würde sich für ein Männchen aus zwei Gründen nicht lohnen:

- (1) Es gäbe die sicherste Fortpflanzungsmöglichkeit, sein Territorium und einen zur Überwinterung geeigneten Bau auf.
- (2) Es müßte mit hoher Wahrscheinlichkeit alleine überwintern, was vermutlich noch ungünstiger wäre als mit den Jungen und dem Weibchen im Winterbau zu sein.

Die Tiere leben in Paaren, weil die territorialen Weibchen keine fremden, adulten Weibchen im Gebiet ihres territorialen Männchens dulden ("coerced monogamy", WICKLER & SEIBT 1981). Mütter hindern selbst eigene Töchter vor der Abwanderung an der Fortpflanzung. Wahrscheinlich würde die Überwinterung alleine mit Jungen oder die Überwinterung mit einem fremden Wurf die Fortpflanzungschancen eines Weibchens schmälern. Das könnte der Grund für weibliches Territorialverhalten sein.

3.1. Vergleiche mit anderen Arten

Ob diese Hypothese zutrifft, läßt sich am Alpenmurmeltier nicht direkt

testen, da Harems nicht und alleine mit Jungen überwinternde Weibchen kaum vorkommen.

Ergebnisse von anderen Murmeltierarten, deren soziales Winterschlafverhalten allerdings bisher entweder nicht bekannt, oder dessen Auswirkungen nicht untersucht sind, unterstützen die Hypothese: Bei **Marmota caligata** pflanzen sich die Weibchen höchstens alle 2 Jahre fort und leben in einem 2-Weibchen-Harem oder monogam (BARASH 1973a; HOLMES 1984). Haremsweibchen pausieren häufiger als monogame ein zusätzliches Jahr. Wenn die beiden Weibchen eines Harems alternierend werfen, dann pausiert jede weniger häufig, als bei gleichzeitiger Fortpflanzung, was seltener vorkommt. Unter den Haremsweibchen, die ein zusätzliches Jahr nicht warfen, waren häufiger subdominante (WASSER & BARASH 1983). Die Autoren führen diese Effekte auf die intrasexuelle Konkurrenz der Weibchen zurück, spezifizieren aber nicht, worum die Weibchen konkurrieren. Es liegt nahe, dafür ähnliche Ursachen anzunehmen, wie für **M.marmota** diskutiert wurde.

Sozialer Winterschlaf als wichtiger, das Sozialsystem beeinflussender Selektionsfaktor ist auch für **M.flaviventris** anzunehmen. Das polygyne Fortpflanzungssystem des Gelbbauchmurmeltieres sahen DOWNHOWER & ARMITAGE (1971) nicht alleine durch die Vor- oder Nachteile die sich für Weibchen ergeben bestimmt (VERNER & WILSON 1966; ORIAN 1969), sondern als Kompromiß zwischen den unterschiedlichen Interessen der Geschlechter. ELLIOTT (1975) zeigte aber, daß die Polygynie dieser Art durchaus mit den Theorien von ORIAN (1969) und VERNER & WILLSON (1966) vereinbar ist. Dazu müssen die lange Lebenszeit der Individuen berücksichtigt und einige zusätzliche, plausible Annahmen gemacht werden:

(1) Die Tiere genießen besseren Schutz vor Feinden in größeren Gruppen, da sie sich gegenseitig warnen und "mehr Augen" Feinde leichter entdecken.

(2) Die reduzierte Fitneß in einem Harem trifft vor allem die jüngeren Weibchen, die noch ein großes, zukünftiges Fortpflanzungspotential haben. DOWNHOWER & ARMITAGE (1971) konnten nicht feststellen, welche der Weibchen im Harem sich fortpflanzten, sie gingen deshalb von gleichem Fortpflanzungserfolg aller Haremsweibchen aus. Dominante Weibchen haben aber größere Fortpflanzungschancen als subdominante (ARMITAGE 1965). Mortalität durch Feinde ist bei **M.flaviventris**, wie bei allen bisher untersuchten Murmeltierarten, gegenüber der Winterschlafmortalität jedoch sehr gering. Der von ELLIOTT (1975) postulierte Nutzen (1), den ein Weibchen im Harem erlangen sollte, liegt viel wahrscheinlicher im sozialen Winterschlaf.

4. Fruchtbarkeit

Die geringe Fortpflanzungshäufigkeit der Weibchen in der untersuchten Population entspricht etwa der anderer, unter ähnlichen Umweltbedingungen lebender Arten (BIBIKOW 1968; DOWNHOWER & ARMITAGE 1971; BARASH 1973b, 1974a; SVENDSEN 1974). Die mit **M.caligata** und **M.olympus** vergleichbare, geringe Fruchtbarkeit kommt aber nicht durch kleinere Würfe (BARASH 1976), sondern durch die häufigen Fortpflanzungspausen der Weibchen zustande (S. 17).

Die Weibchen von **M.marmota** pausieren mit der Fortpflanzung nicht, weil die Familie schon groß ist, wie BARASH (1973b, 1974b, 1976) vermutete (Abb. 5), sondern weil sie durch die Fortpflanzung in vorangegangenen Jahren so erschöpft sind, daß sie ein Jahr pausieren müssen, um wieder Fettvorräte anzusammeln (Kap. II, vgl. BIBIKOW 1968).

Neben dieser Ursache für die geringe Fruchtbarkeit spielten andere, soziale Faktoren eine Rolle (Tab. 2). Im Jahr des Wechsels eines territorialen Tieres oder der Neugründung einer Familie wurden nur zweimal

Junge geworfen, die auch aus dem Wurfbau kamen (vgl. ARMITAGE & DOWNHOWER 1974, die einen ähnlichen Effekt bei *M.flaviventris* fanden). In beiden Fällen waren es Weibchen, die im Gegensatz zu allen anderen, noch in der Paarungszeit zu ihrem neuen Partner gekommen waren, d.h. nur diese Männchen konnten Väter von Jungen ihrer neuen Weibchen sein (S. 18). An 8 Weibchen der 11 restlichen neuen Paare wurde in diesem Jahr Östrus oder Trächtigkeit festgestellt - zwei hatten sogar geboren (S. 18). Alle 8 dürften daher ziemlich sicher gedeckt worden sein. Trotzdem pflanzten sich diese Weibchen nicht erfolgreich fort. Entweder hatten sie die Embryonen nicht implantiert, oder sie hatten sie resorbiert - diese Fähigkeit besitzen vermutlich alle Arten der Gattung (SNYDER & CHRISTIAN 1960; SNYDER 1962; BIBIKOW 1968; NEE 1969).

Vermutlich verhindern Männchen eine erfolgreiche Fortpflanzung ihrer neuen Weibchen, wenn sie selbst nicht Vater der Jungen sein können. Offenbar tun sie das auch noch nach der Geburt, denn die nächstliegende Erklärung, warum zwei Weibchen, die geboren hatten, ihre Jungen nicht bis zur Entwöhnung durchbrachten (S. 18), ist Infantizid, der unter Erdhörnchen verbreitet vorkommt (ARMITAGE et al. 1979; SHERMAN 1982; MICHENER 1982b; BALFOUR 1983; MCLEAN 1983; WATERMAN 1984; BRODY & MELCHER 1985). Über einen Effekt, ähnlich wie ihn zuerst BRUCE (1959) fand, könnten Männchen ihre neuen Weibchen zur Resorption der nicht von ihnen gezeugten Embryonen bringen.

5. Abwanderung

Die auffallendste Variable in Murmeltiersozietäten ist neben dem Paarungssystem der Zeitpunkt der Abwanderung der Jungtiere.

Alpenmurmeltiere bleiben immer, über die Geschlechtsreife hinaus bis nach der zweiten Überwinterung, meistens aber noch länger bis nach der dritten

Überwinterung, in der Familie in der sie aufwuchsen (Tab. 5). Selbst noch im Jahr der Abwanderung sind adulte Nachkommen potentielle Fortpflanzungskonkurrenten, da sie überwiegend erst nach der Paarungszeit aus der Familie verschwinden (vgl. S. 4 und 12).

Warum dulden territoriale Tiere sie solange?

BARASH (1973b, 1974b) sah den Grund im langsamen Wachstum der Jungtiere: Eltern würden ihren eigenen Fortpflanzungserfolg gefährden, wenn sie ihre Nachkommen vertrieben, bevor diese groß genug sind, um überhaupt Chancen zu haben, die Wanderzeit zu überleben.

Bei Alpenmurmeltieren blieben aber nicht die leichteren und kleineren Tiere bevorzugt noch ein weiteres Jahr; unter den Zweijährigen war es sogar die schwereren (Abb. 9). Unzureichendes Gewicht kann also keinesfalls der alleinige Grund für eine spätere Abwanderung sein.

Nach den Ergebnissen von WEBB (1981) vom Gelbbauchmurmeltier wäre eine frühe Abwanderung dann zu erwarten, wenn nahe dem Gebiet, in dem ein Tier aufwuchs, eine Wiederansiedlung möglich ist. Für Alpenmurmeltiere konnte ein solcher Trend nicht gefunden werden, was natürlich an der kleinen Stichprobe liegen kann (S. 28).

Alpenmurmeltiere wandern wegen der harten alpinen Winter so spät ab: In Familien, in denen auch noch ältere Jungtiere mit überwinterten, überlebten alle, besonders die Jungtiere wahrscheinlicher (Tab. 8). Junge sind das schwächste Glied einer Winterschlafgemeinschaft, denn sie hatten nur wenig Zeit Fettreserven anzusammeln und verlieren wegen ihrer geringen Größe relativ viel Wärme (ARMITAGE et al. 1976). Mit sozialer Thermoregulation investieren Mütter während des Winters weiter in ihre Jungen und die Paarmännchen oder die älteren Nachkommen helfen ihnen dabei. Vielleicht bleiben schwerere Zweijährige bevorzugt noch ein weiteres Jahr (Abb. 9), weil die Eltern "leistungsfähigere" Helfer

bereitwilliger akzeptieren.

Geschlechtsreife Tiere sollten dann wahrscheinlicher abwandern, wenn nachwachsende Generationen (z.B. Jährlinge) ihre Aufgaben übernehmen können. Tatsächlich wanderten Tiere bevorzugt aus großen Familien ab; daß in diesen Familien auch die meisten Dreijährigen, also potentielle Abwanderer waren, hatte nur untergeordnete Bedeutung (S. 26).

Familiengröße und Altersstruktur erklärten aber nur 43.3% der Varianz der Abwanderungshäufigkeiten (S. 26). Dies verwundert nicht, denn auch die Qualität des Winterschlafbaues wird beeinflussen, welche Gruppenzusammensetzung optimal ist. Welche Rolle die Bauqualität spielt, wird derzeit untersucht.

Wenn ältere Nachkommen in der Elternfamilie verbleiben, dann verbessern sie nicht nur die Überlebenswahrscheinlichkeit ihrer Gruppe und besonders ihrer neuen Geschwister, sondern erhöhen ihre eigene indirekte Fitneß auch durch die höhere Reproduktionswahrscheinlichkeit des territorialen Weibchens im nächsten Jahr (Kap. II). Zudem haben Männchen vermutlich bereits vor der Abwanderung doch schon geringe Chancen, sich selbst fortzupflanzen; wenn nicht mit der eigenen Mutter, dann mit Weibchen benachbarter Territorien.

Falls durch die frühe Abwanderung der direkte Lebenszeitfortpflanzungserfolg überhaupt erhöht werden kann, dann sicher nur geringfügig. Späte Abwanderung ist vorteilhaft wenn dadurch der Zuwachs an Gesamtfitneß in der elterlichen Familie höher ist als durch frühe Abwanderung. Der lange Verbleib der Nachkommen in der elterlichen Familie dürfte bei Alpenmurmeltieren so, unter Individualselektion, als Anpassung an die harten Winterschlafbedingungen evoluiert sein.

In extremen Biotopen könnte zu geringe Größe der Nachkommen eine über

mehrere Winter fortgesetzte elterliche Brutpflege erfordern, oder die gemeinsame Überwinterung in großen Gruppen auch für ältere Tiere noch wichtiger sein. Vielleicht erklärt sich so, daß HOLMES (1984) in einer Population eisgrauer Murmeltiere in Alaska nur immer eine Generation von Jungtieren in den Familien fand, die erst als Dreijährige abwanderten.

Auch bei *M.olympus* scheinen die älteren Jungtiere bei der sozialen Thermoregulation zu helfen: Genau wie beim Alpenmurmeltier bleiben die Zweijährigen umso wahrscheinlicher in den Familien, je weniger Jährlinge nach dem Winterschlaf anwesend sind (BARASH 1973b).

Gelbbauchmurmeltiere wandern in niedrig gelegenen Gebieten schon als Junge ab, in höhergelegenen Habitaten erst als Jährlinge (WEBB 1981). ARMITAGE & DOWNHOWER (1974) vermuten, daß die Wahrscheinlichkeit, mit der ein Weibchen in dem Harem bleibt. in dem es geboren wurde, mit der Zahl adulter Weibchen im Harem abnimmt. mit der Zahl der Würfe im Harem aber wieder zunimmt (siehe aber DOWNHOWER & ARMITAGE 1981). JOHNS & ARMITAGE (1979) fanden in einer Population in 2900 m Höhe nur noch 5% der zweijährigen Männchen und 46% der zweijährigen Weibchen in ihrer Geburtskolonie; in einer Population in 3400 m dagegen 24% der zweijährigen Männchen und 64% der zweijährigen Weibchen. Sie führen die verzögerte Abwanderung der Nachkommen auf die größeren Überlebenschancen zurück, die Junge durch die verlängerte elterliche Brutpflege erlangen und vermuten, daß Eltern diese zusätzliche Investition leisten, da sie nicht viel kostet. Genauso könnte aber spätere Abwanderung bei *M.flaviventris* eine Folge des Nutzens sein, den mit-überwinternde ältere Nachkommen bringen. Die Situation beim Gelbbauchmurmeltier ist aber nicht verlässlich zu beurteilen, solange es keine Informationen über die exakte Zusammensetzung der Winterschlafgruppen gibt.

M.monax, das solitär im Flachland lebende Waldmurmeltier, nimmt auch

hinsichtlich des Abwanderungsalters eine Sonderstellung unter den Arten der Gattung ein. Die Nachkommen wandern bereits im Geburtsjahr, im Juli ab (GRIZELL 1955; BRONSON 1964; DAVIS et al. 1964). Waldmurmeltiere überwintern alleine, und die Mortalität während des relativ kurzen Winterschlafes ist vergleichsweise gering (GRIZELL 1955; BIBIKOW 1968). Ihre Dichte wird in erster Linie durch Feinde, Nahrungsverfügbarkeit und Krankheiten geregelt (GRIZELL 1955; BIBIKOW 1968; DAVIS 1981). Die Biologie dieser Art ist mit der hier vorgeschlagenen Hypothese vereinbar. Offensichtlich ist im Lebensraum von *M. monax* gemeinsame Überwinterung nicht erforderlich. Folgt man der Ansicht BIBIKOW's (1968), der das Waldmurmeltier als die am weitesten abgeleitete Form ansieht, müßte die soziale Lebensweise sekundär aufgegeben worden sein, weil die Umweltbedingungen sie nicht mehr erforderten.

6. Schlußfolgerung

Das innerhalb der Gattung *Marmota* zu findende, unterschiedliche Sozialverhalten versuchte BARASH (1973a 1973b, 1974b, 1976) als Anpassung der Individuen an die Länge der Vegetationsperiode zu erklären: Je kürzer diese sei, desto langsamer wachsen seiner Ansicht nach die Jungtiere. Sie müssen deshalb länger im Familienverband bleiben, was die Eltern zu geringerer Fruchtbarkeit zwingt und zur Evolution sozialen Verhaltens führte. Für *M. flaviventris* konnte diese Hypothese ebenso widerlegt werden (ANDERSON et al. 1976; ARMITAGE et al. 1976; ARMITAGE 1977; JOHNS & ARMITAGE 1979; WEBB 1980, 1981), wie für *M. marmota* in dieser Arbeit. In den Lebensräumen der Murmeltiere sind kurze Vegetationsperioden eine Folge der langen, kalten Winter, die die bedeutendste Mortalitätsursache darstellen (BARASH 1973b; ARMITAGE & DOWNHOWER 1974; ARMITAGE et al. 1976; JOHNS & ARMITAGE 1979). Der wichtigere Selektionsdruck für die Evolution

der Sozialsysteme bei den verschiedenen Murmeltierarten ist wahrscheinlich die zur Überwinterung unter ungünstigen Bedingungen notwendige soziale Thermoregulation gewesen.

Sowohl die Abwanderungsalter, als auch die Paarungssysteme, die in der Gattung vorkommen, sind mit dieser Hypothese vereinbar.

Alle *Marmota*-Arten sind Winterschläfer und leben während dieser Zeit ausschließlich von den im Sommer gespeicherten Fettreserven (BAILEY & DAVIS 1965; BIBIKOW 1968; DAVIS 1976). Außer dem im Flachland lebenden Waldmurmeltier sind sie alle sozial und überwintern in Gruppen (BRONSON 1964; ZELENKA 1965; BIBIKOW 1968; BARASH 1973b; ANDERSON et al. 1976; JOHNS & ARMITAGE 1979; HOLMES 1984). Die größten Winterschlafgemeinschaften sind von *M. camtschatica*, das im Dauerfrostboden überwintert, beschrieben (BIBIKOW 1968). Die gemeinsame Überwinterung ist ein wichtiges Merkmal der Sozialität in der Gattung, das sich nur im Zusammenhang mit der Thermoregulation während des Winterschlafes verstehen läßt (vgl. Kap. III).

Winterschlaf wurde bisher zwar ausführlich mit physiologischen, nie aber mit öko-soziologischen Fragestellungen untersucht. In der umfangreichen angelsächsischen Literatur über Murmeltiere wird nur einmal, eher beiläufig erwähnt, daß sich gegenseitiges Wärmen während des Winters für die Tiere eine Rolle spielen könnte (BARASH 1973b). Dagegen betont BIBIKOW (1968) die Bedeutung dieses Verhaltens für Arten, die in besonders kalten Biotopen überwintern.

Fast alle Murmeltierarten verbringen mehr als die Hälfte ihres Lebens im Winterschlaf. Wie hier gezeigt wurde, kann die Funktion ihres Sozialverhaltens nicht verstanden werden, solange dieser Teil ihrer Biologie vernachlässigt wird.

Kapitel II

Jahreszyklische Gewichtsveränderungen von Alpenmurmeltieren:

Zusammenhänge mit Fortpflanzung und Sozialstruktur

Einleitung

Das Körpergewicht winterschlafender Erdhörnchen verändert sich im Jahresverlauf sehr stark (GRIZELL 1955, SNYDER et al. 1961, DAVIS 1967, FALL 1971, MORTON 1975, ARMITAGE et al. 1976). Murmeltiere, die keine Wintervorräte sammeln (DAVIS 1976), müssen im Laufe des Sommers mindestens soviel Energie als Körperfett speichern, wie sie im folgenden Winter verbrauchen.

Ausreichende Körperfettreserven werden aber nicht nur benötigt um den Winter zu überleben. Sie schaffen auch gute Ausgangsbedingungen für die Fortpflanzung, denn Alpenmurmeltiere paaren sich unmittelbar nach dem Ende des Winterschlafes im Frühjahr, wenn noch keine Nahrung vorhanden ist. Sowohl adulte Männchen wie auch Weibchen konkurrieren in dieser Zeit mit gleichgeschlechtlichen Rivalen (Kap. I). Tiere, die im vorangegangenen Sommer zuwenig zunahmen, oder während des Winters zu stark abmagerten, werden entweder überhaupt nicht fortpflanzungsfähig (gezeigt für *Spermophilus saturatus*-Männchen, BARNES 1984), oder in der intrasexuellen Konkurrenz erfolgloser sein.

Die Fortpflanzung zu einem so frühen Zeitpunkt ist vorteilhaft, weil die Jungen dann bis zum Beginn der Überwinterung mehr Körperfett ansammeln können und den ersten Winter wahrscheinlicher überleben. Obwohl das nur für Gelbbauchmurmeltiere gezeigt ist (ARMITAGE et al. 1976), gilt es vermutlich für die ganze Gattung, denn bis auf *Marmota monax* ist in allen Arten die Mortalität während des ersten Winterschlafes am höchsten (GRIZELL 1955 BIBIKOW 1968; BARASH 1973b; ARMITAGE & DOWNHOWER 1974; ARMITAGE et al. 1976; JOHNS & ARMITAGE 1979). Früh im Jahr werfende Weibchen müssen ihre Jungen aber zumindest teilweise in der nahrungsarmen Zeit nach dem Winterschlaf austragen (SNYDER et al. 1961, ANDERSON et al. 1976). Weibchen dürften sich daher erfolgreicher fortpflanzen, wenn

ihnen nach dem Winterschlaf noch Körperfettreserven verbleiben (BIBIKOW 1968).

Wieviele Fettreserven ein Tier nach der Überwinterung noch hat, wird überwiegend von der Gewichtszunahme im Vorjahr und der Gewichtsabnahme im Winter bestimmt. Um Gewichtszu- und -abnahmewerte zu erlangen, muß das Gewicht eines Tieres zum Ende eines Winterschlafes, sowie zu Beginn und Ende des nächsten bekannt sein. Viele Tiere wenigstens ungefähr zu diesen drei Zeitpunkten zu wiegen, ist im Freiland nicht möglich. In diesem Kapitel wird eine Methode vorgestellt, die es erlaubt, die Gewichtszunahme und -abnahme von Alpenmurmeltieren trotzdem verlässlich zu schätzen. Mit diesen Daten kann die relative Bedeutung der Gewichtszu- und -abnahme für den Fortpflanzungserfolg eines Tieres bestimmt werden. Des weiteren wird dargestellt, wie individuelle Gewichtsveränderungen von sozialen Faktoren beeinflusst werden. Besonderes Augenmerk gilt den Nutzen und Kosten der sozialen Thermoregulation im Winter und den dabei helfenden älteren Nachkommen eines territorialen Paares (Kap. I).

Material und Methoden

Eine ausführliche Beschreibung des Untersuchungsgebietes, der Fang- und Markierungsmethoden, sowie der Sozialstruktur und des Fortpflanzungserfolges findet sich in Kap. I. Verschiedene Altersgruppen sind einjährige (= nach der ersten Überwinterung), zweijährige (= nach der zweiten Überwinterung), ältere nichtterritoriale und territoriale Tiere. In diesem Kapitel wird nur der ansässige Teil der Population des Hauptuntersuchungsgebietes (ohne Seeaualm, vgl. Kap. I) der Jahre 1983 - 1985 behandelt.

1. Datenerhebung

Jedes gefangene Murmeltier wurde in einem Netz mit einer Pesola-Federwaage auf 50 g genau gewogen. Es wurde versucht, alle Tiere wenigstens zweimal im Jahr zu wiegen: einmal im Frühjahr, nach dem Ende des Winterschlafes aber noch vor dem Ende der Schneeschmelze, und ein zweites Mal mindestens 40 Tage nach der ersten Wägung. 151 im Hauptuntersuchungsgebiet ansässige, individuell bekannte, einjährige und ältere Tiere wurden in den Jahren 1983 - 1985 insgesamt 590 mal gewogen. Zusätzlich zum Gewicht wurde bei Weibchen der Fortpflanzungszustand notiert (im Östrus, trächtig, mit Jungen, keine Fortpflanzung).

2. Verlauf der Schneeschmelze

Jedes Familienterritorium im Hauptuntersuchungsgebiet wurde während der Schneeschmelze regelmäßig fotografiert. Aus diesen Fotografien wurde ermittelt, wann ein Territorium noch zu 75-100%, zu 50-75%, zu 25-50% und zu 0-25% schneebedeckt war. Die Methoden, mit denen die Flächen der Familienterritorien bestimmt wurden, sind in Kap. I beschrieben. Die vier Kategorien der Schneebedeckung eines Territoriums beziehen sich auf die Altschneedecke. Neuschnee blieb auf vorher schon schneefreien

Flächen höchstens einige Tage bis zum nächsten sonnigen Tag liegen und wurde deshalb vernachlässigt.

3. Beginn und Ende des Winterschlafes

Murmeltiere verschließen die Zugänge zum Winterschlafbau im Herbst von innen mit Erde und Nistmaterial. Der Zeitpunkt, zu dem das geschah, wurde als Beginn des Winterschlafes angenommen. Waren solche Verschlüsse nicht zu sehen, dann galt als Beginn des Winterschlafes der Tag, ab dem in einem Territorium keine Tiere mehr zu sehen waren.

Wurde ein schneebedeckter oder verschlossener Zugang im Frühjahr aufgedigelt, so galt der Winterschlaf der entsprechenden Gruppe als beendet.

In 15 von insgesamt 64 Überwinterungen war nicht feststellbar, wann der Bau geöffnet wurde. In diesen Fällen galt als Ende des Winterschlafes der Tag, an dem erstmals Mitglieder der entsprechenden Gruppen oder Spuren um den Winterschlafbau gesehen wurden.

Die Zeit vom Ende eines Winterschlafes bis zum Beginn des nächsten wird in diesem Kapitel als "aktive Saison" bezeichnet.

4. Bestimmung des Gewichtszunahmeverlaufes

1984 wurden die Tiere einer Familiengruppe (1 einjähriges, 1 zweijähriges und 1 adultes Männchen, 3 zweijährige und 1 adultes Weibchen) etwa alle 4 Wochen gewogen. Dazu wurde eine elektronische Waage verwendet (Fa. Wägetechnik München, Type 1.02-03 K-Tron, Genauigkeit 1g), deren Anzeige- und Steuerungsteil über ein 80 m langes Kabel mit der Wägeplattform verbunden war. Dies ermöglichte es, das Gewicht eines auf der Plattform sitzenden Tieres aus einem weit entfernten Versteck abzulesen.

Um die Tiere an die Wägeplattform zu gewöhnen, waren vor den

meistbenutzten Bauzugängen im Familienterritorium das ganze Jahr über Attrappen aufgestellt. An einem Wägungstag wurde eine Attrappe gegen die Plattform ausgetauscht. Die Tiere wurden dadurch offenbar nicht gestört, denn sie hielten sich wie gewöhnlich häufig vor dem Bau und damit auf der Waage auf. Anhand der Rückennummer wurde das jeweils auf der Waage befindliche Tier identifiziert.

Auf diese Weise wurden innerhalb von 12 h die meisten Mitglieder der Familiengruppe mehrmals gewogen. In die Auswertung (Abb. 2) ging für einen Wägungstag jedes Tier nur einmal mit dem durchschnittlichen Gewicht dieses Tages ein. 1984 gab es in dieser Familie keinen Wurf.

4.1. Parameteranpassung

Verschiedene Wachstumskurven (logistische, Power, Gompertz, Bertalanffy, KAUFMANN 1981) wurden daraufhin geprüft, welche den Gewichtszunahmeverlauf in dieser Familie am besten beschrieb. Die Parameter jeder Funktion wurden solange verändert, bis die mittlere Abweichung der errechneten Werte (G_i) von den gemessenen (W_{ij}) minimal war (i = Wägungstag, j = Gewicht eines Tieres an einem Wägungstag).

$$\text{mittlere Abweichung} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^m (G_i - W_{ij})^2}{m + n}}$$

Die beste Anpassung gelang mit einer Gompertz-Wachstumskurve (minimale Abweichung = 148 g, siehe Abb. 2):

$$G = G_{\infty} \exp(-\exp(-b(t-t_0))) + G_0$$

G = Gewichtszunahme bis zu einem bestimmten Zeitpunkt (t)

G_{∞} = Asymptote der Wachstumsgleichung

b = Steilheit der Kurve

t_0 = Wendepunkt der Kurve

G_0 = Ausgangsgewicht

Da die Anpassung mit Gewichtszunahmewerten gerechnet wurde, ist G_0 in diesem Falle 0 (Abb. 2).

5. Extrapolation von Gewichtsdaten und abgeleitete Variable

Die an den Daten einer Familiengruppe ermittelte Wachstumskurve (siehe 4.1. und Abb. 2) galt als Eichkurve für individuelle Gewichtszunahmen. Diese wurden generell als Gompertz-Wachstum angenommen, mit dem Wendepunkt am 32. Tag nach dem Ende der Schneeschmelze und einer Steigung von 0° zum Ende des Winterschlafes, bzw. 6.4° zum Beginn des Winterschlafes (siehe S. 65).

Die vier Parameter der Gompertz-Funktion (G_{∞} , b , t_0 , G_0) wurden für jedes Individuum geschätzt, für das folgende Informationen vorhanden waren:

- (1) Das Ende und der Beginn des Winterschlafes des Tieres, sowie das Ende der Schneeschmelze in seinem Wohngebiet mußten bekannt sein. Diese Daten wurden von jeder Familiengruppe des Hauptuntersuchungsgebietes in jedem Jahr erhoben.
- (2) Das Tier mußte wenigstens zweimal während der aktiven Saison in einem Abstand von mindestens 40 Tagen gewogen worden sein (siehe 5.1.)

Mit einem Iterationsprogramm wurden die Werte der Funktionsparameter solange verändert, bis eine individuelle Wachstumskurve in bester Näherung

wie folgt verlief (die Bedingungen 1-3 sind aus dem Verlauf der Eichkurve abgeleitet, siehe oben):

- (1) Die Steigung der Kurve, unmittelbar nach dem Ende des Winterschlafes sollte 0° sein.
- (2) Der Wendepunkt der Kurve (t_0) sollte 32 Tage nach der Schneeschmelze im Territorium liegen.
- (3) Die Steigung der Kurve zum Beginn des Winterschlafes sollte 6.4° betragen.
- (4) Das Gewicht des Tieres zum Ende des Winterschlafes (G_0) sollte je nach Alter nur innerhalb gewisser Grenzen liegen. Die Bereiche wurden viel weiter gewählt als gemessene Gewichte innerhalb der Altersgruppen vor der Schneeschmelze streuten.

Einjährige: 800 - 1500 g

Zweijährige: 1800 - 3200 g

Adulte: 2500 - 3500 g

Dadurch wurden unsinnige Werte nicht berücksichtigt und unnötiger Rechenaufwand vermieden.

- (5) Die errechneten Gewichte (G) sollten gleich den gemessenen sein.

Aus den resultierenden Funktionen wurden die Gewichte des jeweiligen Tieres zum Ende des Winterschlafes (= "Frühjahrgewicht") und zum Beginn des nächsten Winterschlafes (= "Herbstgewicht") errechnet.

Vor dem Ende der Schneeschmelze gemessene Gewichte galten als exakte Frühjahrgewichte (vgl. Abb. 1) und gingen als feste Werte (G_0) in die Compertz Anpassung ein. Wegen der nur noch geringfügigen Gewichtszunahme im Herbst (Abb. 2) wurden während der letzten 30 Tage vor dem Winterschlaf gemessene Gewichte als zuverlässige Herbstgewichte angesehen.

Die Differenz des Herbstgewichtes zum Frühjahrsgewicht des gleichen Jahres wird im weiteren "Sommerzuwachs", die zum Frühjahrsgewicht des nächsten Jahres "Winterschlafverlust" genannt. Der relative Sommerzuwachs ist der Sommerzuwachs in % des Frühjahrsgewichtes ausgedrückt. Als relativer Winterschlafverlust wird die Gewichtsabnahme während des Winterschlafes in % des Herbstgewichtes bezeichnet. Wie Gewichtsveränderungen mit anderen Variablen (z.B. Jungenzahl oder Gewichtsveränderungen anderer Gruppenmitglieder) zusammenhängen oder ob sie von der Gruppenzusammensetzung beeinflusst werden, wurde mit relativen Werten untersucht, da diese aussagekräftiger sind als absolute.

5.1. Fehlerschätzung

Bis zu einem Wägungsabstand von 10 Tagen streuten die Gewichtsveränderungen noch um den Nullpunkt (2.2 ± 138.5 g, $N = 212$). Diese kurzfristigen Gewichtsveränderungen waren also in erster Linie auf unterschiedliche Füllungen des Magen-Darm-Traktes zurückzuführen. Folglich war jede Wägung im Freiland mit einem unvermeidbaren Fehler behaftet (bezogen auf das mittlere Gewicht an einem bestimmten Wägungstag). Erst in größeren Zeiträumen gehen durch Wachstum oder Fettansatz verursachte Gewichtszunahmen nicht mehr in den kurzfristigen Gewichtsschwankungen unter. Daraus erklärt sich der geforderte minimale Wägungsabstand von 40 Tagen.

Mit welchen Fehlern bei den aus angepaßten Gompertz-Wachstumskurven extrapolierten Gewichten (= ausgewertete Anpassungen) zu rechnen war, wurde mit Daten von Tieren überprüft, die öfter gewogen worden waren und davon wenigstens dreimal in Abständen von mindestens 40 Tagen. Mit jeweils zwei der in ausreichendem Abstand gemessenen Gewichte jedes dieser Tiere wurden die Parameterwerte einer Gompertzfunktion bestimmt

(= Testanpassungen) und damit Gewichte zu den Zeitpunkten errechnet (= Testgewichte), zu denen gemessene Gewichte vorlagen. Frühjahrs- und Herbstgewichte wären genau geschätzt, wenn Testgewichte von tatsächlich gemessenen nur im Ausmaß des unvermeidbaren Wägefehlers abwichen.

Die Abweichungen zwischen tatsächlichen Gewichten und zu früheren Zeitpunkten hin extrapolierten Testgewichten (-21.0 ± 231.6 g, $N = 180$), waren im Mittel nicht vom unvermeidbaren Wägefehler verschieden (2.2 ± 138.5 g, $N = 212$, t-Test, n.s.), streuten aber breiter (F-Test, $p < 0.001$). Zu späteren Zeitpunkten hin extrapolierte Testgewichte unterschätzten die gemessenen stärker ($\bar{x} = -134.9 \pm 294.3$ g, $N = 106$). Diese Fehler waren vom unvermeidbaren Wägefehler im Mittel verschieden (t-Test, $p < 0.001$) und streuten mehr (F-Test, $p < 0.001$). Extrapolationsfehler entstanden durch kleine zeitliche Abstände der in die Parameterschätzung eingegangenen Gewichte. Je größer diese Zeitspanne war, desto weniger wichen Testgewichte von gemessenen ab ($r_s = -0.192$, $N = 286$, $p = 0.001$). Eine zweite Fehlerquelle war der Extrapolationszeitraum vom letzten gemessenen Gewicht nach vorne und hinten: Je kürzer er war, umso genauer waren Testgewichte ($r_s = 0.288$, $N = 286$, $p = 0.001$). Aus größeren Zeitabständen eingegangener Wägungen folgten auch geringere Extrapolationszeiten ($r_s = -0.591$, $N = 286$, $p < 0.001$).

Die maximalen Zeitabstände der Gewichte, die in ausgewertete Anpassungen eingingen ($\bar{x} = 90.4 \pm 18.7$, $N = 154$), waren größer als bei den Testanpassungen ($\bar{x} = 72.0 \pm 20.1$, $N = 286$, Mann-Whitney U-Test, $p < 0.001$). Herbst- und Frühjahrsgewichte dürften deshalb genauer geschätzt sein als extrapolierte Testgewichte.

6. Statistische Auswertung

Die angewandten Testverfahren sind in SIEGEL (1959) und SOKAL & ROHLF (1981) beschrieben. Wenn nicht anders erwähnt, sind alle Irrtumswahrscheinlichkeiten zweiseitig berechnet.

Ergebnisse

1. Dauer der aktiven Saison und der Vegetationsperiode

In einer Familiengruppe beendeten die geschlechtsreifen Tiere den Winterschlaf etwa eine Woche vor den jüngeren, das territoriale Männchen und das territoriale Weibchen meistens als erste. Da es nicht möglich war, die Reihenfolge in jeder Familiengruppe zu bestimmen, wurde für alle Mitglieder einer Gruppe ein gemeinsamer Termin angenommen (siehe Material und Methoden 3.).

Das Ende des Winterschlafes wurde von der Schneeschmelze beeinflusst. Je später ein Territorium noch zu 0-25% schneebedeckt war, desto später beendeten dessen Bewohner den Winterschlaf ($r_s = 0.684$, $N = 64$, $p < 0.001$). Wie lange ein Territorium schneebedeckt blieb, hing zum Teil von der Schneehöhe im Frühjahr ab (der Winter 1983/84 war schneereicher), aber auch von anderen Faktoren, wie z.B. der Hangneigung in einem Territorium, der Himmelsrichtung der Hangneigung und der Höhe über dem Meer (ARNOLD, unveröffentlichte Daten).

	1983			1984			1985		
	Bereich	$\bar{x}$	N Terr.	Bereich	$\bar{x}$	N Terr.	Bereich	$\bar{x}$	N Terr.
Ende des Winterschlafes	6.4. - 28.4.	13.4.	24	8.4. - 24.4.	14.4	21	3.4. - 20.4.	10.4.	19
Territorien zu 0-25% schneefrei	7.4. - 18.5.	25.4.	24	20.4. - 1.6.	11.5.	24	2.4. - 23.5.	25.4.	23
Beginn des Winterschlafes	20.9. - 5.10.	30.9.	24	21.9. - 27.9.	25.9.	22	?	?	?
relevante Vegetationsperiode	127 - 178	158	24	112 - 154	137	22	127 - 178	160	19

Tab. 1: Ende und Beginn des Winterschlafes, Zeitpunkte, zu denen die Territorien zu 0-25% schneefrei waren (kalendarische Daten) und Länge der relevanten Vegetationsperiode (in Tagen). 1985 wurde der Beginn des Winterschlafes für alle Familien am 27.9. angenommen (siehe Text).

Die Pflanzen wuchsen im Frühjahr in einem Territorium etwa ab einer Schneebedeckung von 0-25% sichtbar. Mit dem Tag, an dem die Schneeschmelze soweit fortgeschritten war, galt sie daher als beendet und die Vegetationsperiode als begonnen.

58 der 64 im Untersuchungszeitraum überwinternden Familien beendeten den Winterschlaf noch vor dem Ende der Schneeschmelze

($\bar{x} = 12.6 \pm 15.6$ Tage, $N = 64$).

Ältere Tiere begannen den Winterschlaf im Herbst in der Regel einige Tage vor den Jungen des Jahres. Wiederum war es nicht möglich, in allen Familiengruppen die Reihenfolge zu bestimmen, in der die Individuen in den Winterschlaf gingen. Für alle Mitglieder einer Familie wurde deshalb ein einheitlicher Termin angenommen (siehe Material und Methoden 3.).

Im Beginn des Winterschlafes unterschieden sich die Familiengruppen weniger als im Ende (Tab. 1, Bartlett-Test, $p = 0.002$). Zwischen den Jahren 1983 und 1984 bestand kein nachweisbarer Unterschied im Winterschlafbeginn (Tab. 1, Mann-Whitney U-Test, n.s.); 1985 wurde deshalb für alle Familien der 27.9. (= Mittelwert von 1983 und 1984) als Winterschlafbeginn angenommen, da keine Beobachtungen vorlagen.

Da alle Murmeltiere des Untersuchungsgebietes jedes Jahr schon lange vor den ersten Schneefällen im Herbst winterschliefen, war das tatsächliche Ende der Vegetationsperiode für sie nicht bedeutend. Die relevante Vegetationsperiode (Tab. 1), in der die Tiere Nahrung aufnahmen, war die Zeit vom Ende der Schneeschmelze bis zum Beginn des Winterschlafes.

2. Gewichtszunahme in der aktiven Saison

Solange ein Territorium noch zu mehr als 0-25% schneebedeckt war, nahmen dessen Bewohner nicht signifikant an Gewicht zu (Abb. 1).

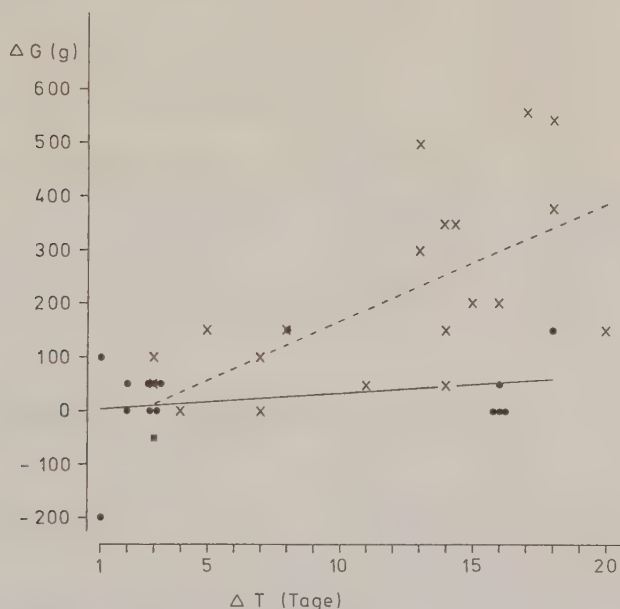


Abb. 1: Gewichtsveränderungen (ΔG) vor und nach der Schneeschmelze. Abszisse = Wägungsabstand. • = beide Wägungen vor dem Ende der Schneeschmelze (durchgezogene Regressionsgerade, $y = 1.9 + 3.24x$, $N = 16$, n.s.), x = erste Wägung vor, zweite Wägung nach der Schneeschmelze (gestrichelte Regressionsgerade, $y = -26.4 + 20.79x$, $N = 20$, $p < 0.01$). Die Regressionsgeraden unterscheiden sich signifikant (Kovarianzanalyse, $p = 0.016$).

Wurden Tiere ein zweites Mal nach der Schneeschmelze gefangen, dann war gegenüber der ersten Wägung vor der Schneeschmelze eine Gewichtszunahme nachweisbar (Abb. 1).

Die Gewichtszunahme von Alpenmurmeltieren während der gesamten aktiven Saison (1984) ist in Abb. 2 mit Daten von einer Familiengruppe gezeigt.

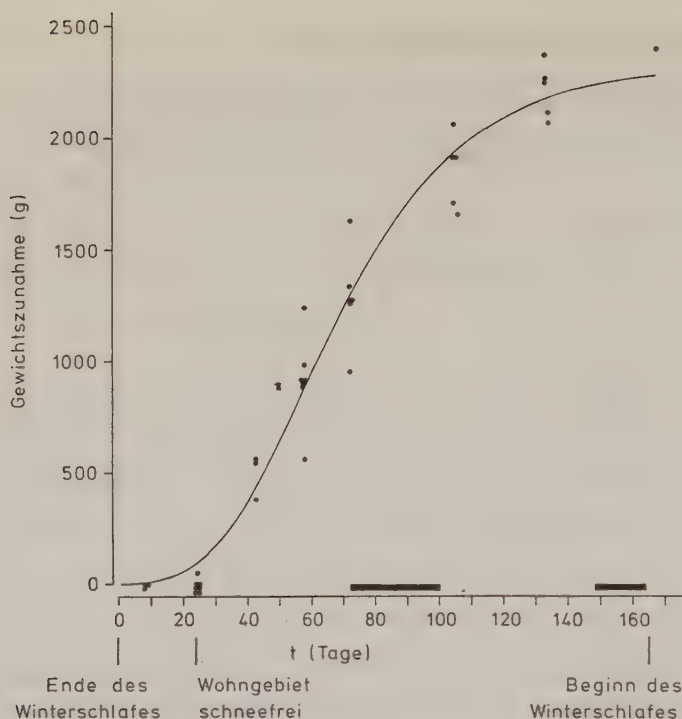


Abb. 2: Gewichtszunahme in der aktiven Saison. Abszisse = Tage nach dem Ende des Winterschlafes, $y = 2311 \exp(-\exp(-0.0361(x-56.2)))$, nähere Erklärung im Text. Die Balken über der Abszisse zeigen die Zeiten der Beweidung der Alm durch Kühe.

Wie bereits in Abb. 1 zu sehen, nahmen die Tiere bis zum Ende der Schneeschmelze nicht merklich an Gewicht zu (Abb. 2). Die Gewichtszunahmerate wuchs bis etwa 32 Tage nach der Schneeschmelze und fiel dann wieder ab.

Obwohl die Alm, auf der diese Familie lebte, vom 22.6.84 bis 21.7.84 (= Tag 72-100, Abb. 2) und vom 6.9.84 bis 22.9.84 (= Tag 148-164, Abb. 2) stark durch Kühe beweidet wurde (vgl. Kap. I), zeigte sich dies kaum im Gewichtszunahmeverlauf der Tiere. Die in der ersten Serie nach der ersten Beweidungsperiode gemessenen Gewichte liegen tendenziell unter der idealen

Gompertzkurve, die Gewichte der nächsten Serie aber darüber.

Zum Beginn des Winterschlafes hatte die Kurve noch eine Steigung von 6.4° (Abb. 2).

Um zu prüfen, ob die Länge der relevanten Vegetationsperiode den relativen Sommerzuwachs beeinflusst, wurden zunächst die individuellen Abweichungen vom mittleren, relativen Sommerzuwachs der entsprechenden Alters- und Geschlechtsgruppe errechnet. Diese, nun von Alters- und Geschlechtskomponenten bereinigten Daten wurden mit der Länge der relevanten Vegetationsperiode korreliert: Je länger diese war, desto schlechter nahmen die dort lebenden Tiere zu ($r_s = -0.226$, $N = 154$, $p < 0.005$).

3. Gewichtsabnahme während des Winterschlafes

Der genaue zeitliche Verlauf der Gewichtsabnahme wurde nicht untersucht. Vermutlich nehmen die Tiere, wie an *M.monax* gezeigt (BAILEY & DAVIS 1965), im homoeothermen Zustand wesentlich stärker ab als im heterothermen (Kap. III).

Die relativen Winterschlafverluste der Tiere wurden in gleicher Weise korrigiert wie bereits für die Sommerzuwachsdaten beschrieben (siehe oben). Länger winterschlafende Tiere nahmen mehr an Gewicht ab ($r_s = 0.303$, $N = 78$, $p < 0.01$).

4. Frühjahrsgewicht und Fettreserven

An der Differenz der Frühjahrsgewichte zweier aufeinanderfolgender Jahre ließ sich testen, ob der Sommerzuwachs eines Tieres, oder sein Winterschlafverlust stärker dieses Ergebnis der jahreszyklischen Gewichtsschwankung determinierte. Wiederum wurden individuelle Abweichungen von Mittelwerten der entsprechenden Alters- und

Geschlechtsgruppe verwendet. Das Frühjahrsgewicht eines Tieres lag umso weniger über dem des Vorjahres, je länger der Winterschlaf dauerte ($r_s = -0.280$, $N = 100$, $p < 0.01$). Die Länge der relevanten Vegetationsperiode des vergangenen Jahres hatte dagegen keinen Einfluß ($r_s = -0.019$, $N = 100$, n.s.).

Bei adulten Tieren, die nicht mehr wachsen, ist der Unterschied des Frühjahrsgewichtes zum Frühjahrsgewichts des Vorjahres ein relatives Maß für die Fettreserven, die nach dem Winterschlaf noch verblieben. Mit einer multiplen Regression ($N = 39$) wurde untersucht, ob diese Fettreserven Adulter ($= y$) mehr vom Sommerzuwachs ($= x_1$) oder mehr vom Winterschlafverlust ($= x_2$) bestimmt wurden. Die beiden unabhängigen Variablen erklärten in diesem Fall natürlich 100% der Varianz der abhängigen ($y = -0.257 + x_1 - x_2$). Aus den standardisierten, partiellen Regressionskoeffizienten ging der stärkere Einfluß des Winterschlafverlustes (stand. $b = -0.551$, $p < 0.001$) gegenüber dem Sommerzuwachs (stand. $b = 0.397$, $p < 0.05$) hervor.

5. Alters- und Geschlechtsunterschiede in den Gewichtsvariablen

Murmeltiere sind an ihrem Frühjahrsgewicht eindeutig als einjährig, zweijährig oder älter zu erkennen (Abb. 3). Nach der dritten Überwinterung unterschieden sich die Tiere beider Geschlechter in keiner Gewichtsvariablen von älteren oder territorialen Adulten. Dreijährige, Ältere und Territoriale wurden deshalb in diesem Abschnitt zu einer Altersgruppe zusammengefaßt (Abb. 3-6).

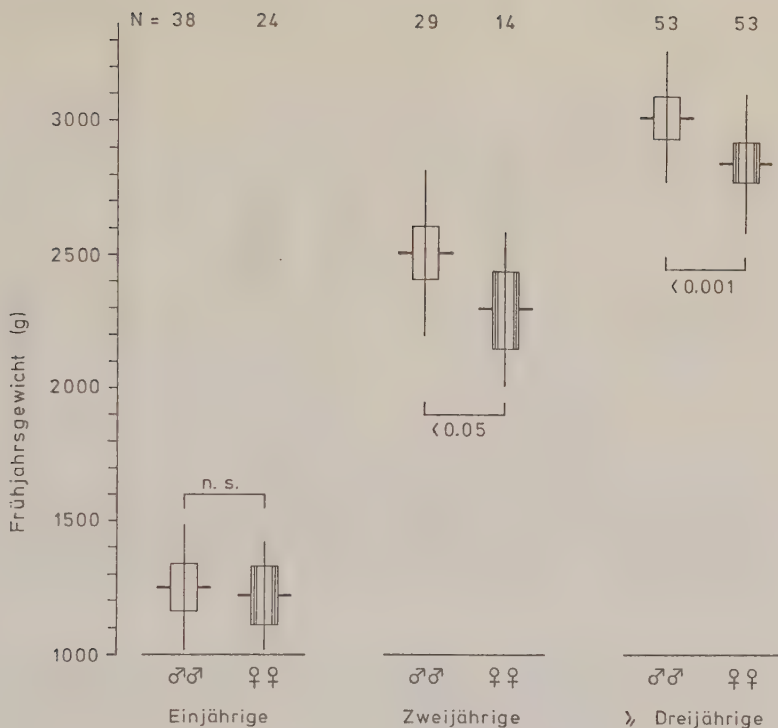


Abb. 3: Frühjahrgewichte der Alters- und Geschlechtsgruppen. Mittelwerte (= Querstrich), 99% Grenzen für Vergleiche innerhalb eines Geschlechtes (= Balken nach der GT2-Methode errechnet) und Standardabweichung (= durchgezogene Linie). ANOVA, Männchen: $p < 0.001$; ANOVA, Weibchen: $p < 0.001$. Die Signifikanz des Unterschiedes zwischen den Geschlechtern innerhalb einer Altersgruppe ist über oder unter den verglichenen Daten angegeben (t-Tests).

Der Geschlechtsdimorphismus im Gewicht ist bei Alpenmurmeltieren gering, aber bereits bei zweijährigen Tieren im Frühjahrgewicht voll ausgeprägt (Abb. 3).

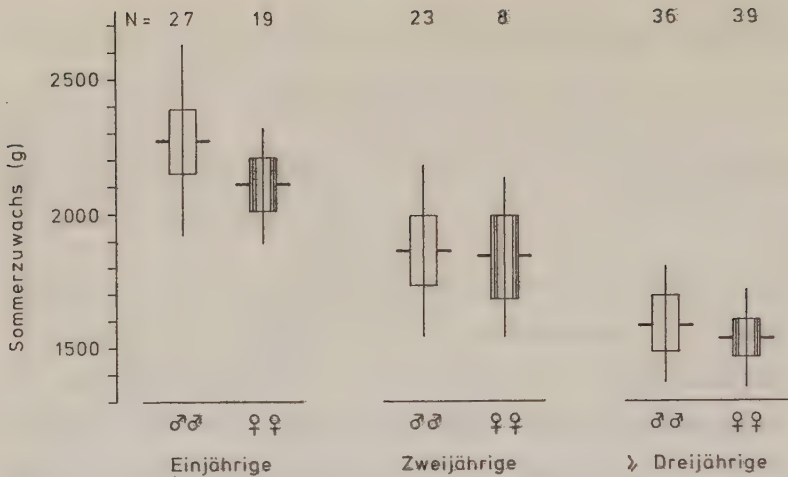


Abb. 4: Sommerzuwachs der Alters- und Geschlechtsgruppen. Mittelwerte (= Querstrich), 99% Grenzen für Vergleiche innerhalb eines Geschlechtes (= Balken, nach der GT2-Methode errechnet) und Standardabweichung (= durchgezogene Linie). ANOVA, Männchen: $p < 0.001$; ANOVA, Weibchen: $p < 0.001$.

Ein- und zweijährige Tiere wuchsen und speicherten Fett. Deshalb hatten sie hohe Gewichtszunahmen im Sommer. Ältere Tiere nahmen nur noch an Gewicht zu, indem sie Körperfett speicherten.

Die Geschlechter unterschieden sich im Sommerzuwachs in keiner Altersgruppe nachweisbar. Trotzdem führte der etwas höhere Sommerzuwachs einjähriger Männchen (Abb. 4) zu deren signifikant höheren Herbstgewichten (Abb. 5).

Die Tiere erreichten während ihres dritten Sommers das Adultgewicht, denn Zweijährige waren zum Beginn des Winterschlafes nicht mehr nachweisbar leichter als Ältere (vgl. Abb. 3 und 5).

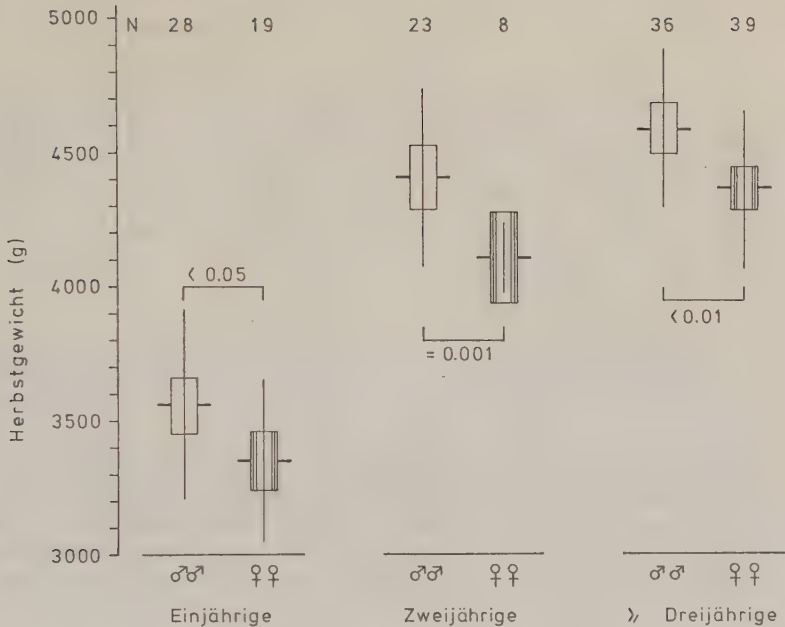


Abb. 5: Herbstgewichte der Alters- und Geschlechtsgruppen. Mittelwerte (= Querstrich), 95% Grenzen für Vergleiche innerhalb eines Geschlechtes (= Balken, nach der GT2-Methode errechnet) und Standardabweichung (= durchgezogene Linie). ANOVA, Männchen: $p < 0.001$; ANOVA, Weibchen: $p < 0.001$. Die Signifikanz des Unterschiedes zwischen den Geschlechtern innerhalb einer Altersgruppe ist über oder unter den verglichenen Daten angegeben (t-Tests).

Alle Männchen waren im Herbst schwerer als die Weibchen der entsprechenden Altersgruppen (einjährige nicht signifikant, Abb. 5). Der Geschlechtsdimorphismus zweijähriger und ältere Tiere war im Frühjahr und im Herbst im Mittel und in der Streuung etwa gleich (t-Test, n.s., F-Test, n.s., vgl. Abb. 3 und 5).

Dreijährige und ältere Tiere beider Geschlechter hatten höhere Gewichtsverluste als einjährige, von zweijährigen unterschieden sie sich nicht signifikant. Zweijährige Männchen nahmen im Winter mehr ab als zweijährige Weibchen und einjährige Männchen (Abb. 6).

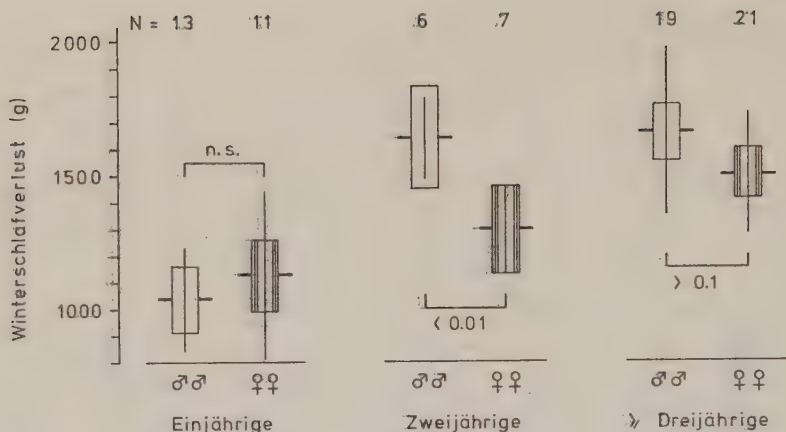


Abb. 6: Winterschlafverluste der Alters- und Geschlechtsgruppen. Mittelwerte (= Querstrich), 95% Grenzen für Vergleiche innerhalb eines Geschlechtes (= Balken, nach der GT2-Methode errechnet) und Standardabweichung (= durchgezogene Linie). ANOVA, Männchen: $p < 0.001$; ANOVA, Weibchen: $p < 0.001$. Die Signifikanz des Unterschiedes zwischen den Geschlechtern innerhalb einer Altersgruppe ist über und unter den verglichenen Daten angegeben (t-Tests).

Im relativen Sommerzuwachs unterschieden sich die Tiere nach Alter und Geschlecht ähnlich wie für den absoluten Zuwachs (in Abb. 3 dargestellt, gleiche Auswertungsverfahren). Auch die Altersunterschiede in den Winterschlafverlusten (Abb. 6) fanden sich in den relativen Werten wieder. Der Geschlechtsunterschied unter der Zweijährigen (Abb. 6) war bei den relativen Winterschlafverlusten dagegen nicht mehr signifikant ($0.05 < p < 0.1$).

Der relative Sommerzuwachs eines Tieres war umso höher, je niedriger sein Frühjahrsgewicht war ($r = -0.928$, $N = 154$, $p < 0.001$). Dies überrascht nicht, denn viele Daten stammten von ein- und zweijährigen, nach dem Winterschlaf noch kleinen Tieren, die stark wuchsen. Umgekehrt war der relative Winterschlafverlust umso größer, je schwerer ein Tier im vorangegangenen Herbst war ($r = 0.410$, $N = 78$, $p < 0.001$).

6. Gewichtsveränderungen und Fortpflanzung

Alpenmurmeltiere müssen die hohen Kosten der Fortpflanzung zu einem beträchtlichen Teil mit den nach dem Winterschlaf verbliebenen Körperfett bestreiten. Je mehr Fettreserven ein Weibchen im Frühjahr noch hatte, desto wahrscheinlicher warf es in diesem Jahr, bzw. desto mehr Junge (Abb. 7).

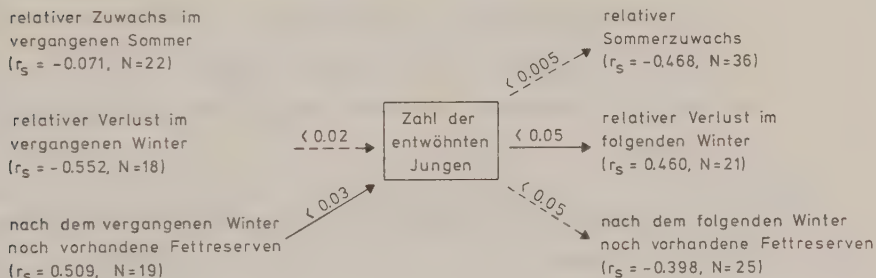


Abb. 7: Zusammenhänge der Gewichtsvariablen mit der Zahl der entwöhnten Jungen (Spearman-Rang-Korrelationen). Die Pfeile zeigen signifikante Einflüsse und deren alleine mögliche Richtung an, über den Linien steht der p-Wert. Gestrichelt = negative Korrelation, durchgezogen = positive Korrelation.

Der unterschiedliche Einfluß des Sommerzuwachses und des Winterschlafverlustes auf die verbliebenen Fettreserven (S. 68) fand sich noch deutlicher in den Korrelationen dieser Variablen mit dem weiblichen Fortpflanzungserfolg. Je weniger ein Weibchen im Winter abgenommen hatte (relativ), umso erfolgreicher pflanzte es sich im folgenden Jahr fort (Abb. 7). Die relative Gewichtszunahme im vergangenen Sommer hatte dagegen keinen Einfluß (Abb. 7).

Mütter nahmen im Sommer umso schlechter zu, je mehr Junge sie entwöhnten (Abb. 7). Je mehr Junge mit einem Weibchen überwinterten, desto höheren relativen Winterschlafverlust hatte das Weibchen und desto weniger Fettreserven verblieben ihm nach der Überwinterung (Abb. 7).

Die Gewichtsveränderungen territorialer Männchen zeigten in keinem Fall eine signifikante Beziehung zur Zahl entwöhnter Junger. In der Richtung glichen sie aber denen der Weibchen, mit einer Ausnahme: Territoriale Männchen verloren nicht mehr, sondern eher weniger Gewicht (relativ), wenn mehr Junge mit im Winterschlafbau waren ($r_s = -0.289$, $N = 18$, n.s., vgl. Abb. 7).

In den Familien, die ohne ältere Nachkommen überwinterten, fand sich jedoch eine entgegengesetzte Tendenz: Männchen, die nur mit ihrem Weibchen überwinterten ($N = 2$), schienen weniger abzunehmen (relative Werte) als Männchen, die zum Weibchen auch noch Junge im Winterbau hatten ($N = 6$, Mann-Whitney U-Test, $p < 0.1$).

Die Gewichtsvariablen beider Eltern wurden auch mit dem Geschlechterverhältnis eines Wurfes korreliert; in gleicher Weise, wie für die Zahl entwöhnter Junger beschrieben. Es fanden sich keine signifikanten Zusammenhänge.

7. Einflüsse der Gruppenmitglieder auf Gewichtsveränderungen

Alpenmurmeltiere überwintern in unterschiedlich zusammengesetzten Gruppen (Abb. 8):

- (a) ein Paar
- (b) ein Paar mit älteren Nachkommen
- (c) ein Paar mit Jungen des Jahres
- (d) ein Paar mit älteren Nachkommen und Jungen des Jahres.

Je nach Gruppenzusammensetzung, in der die Tiere überwinterten, nahmen sie nicht signifikant verschieden ab (Abb. 8). Mit Jungen überwintrende Tiere (c+d) hatten aber höhere relative Gewichtsverluste als Tiere, die ohne Junge in der Gruppe winterschliefen (a+b).

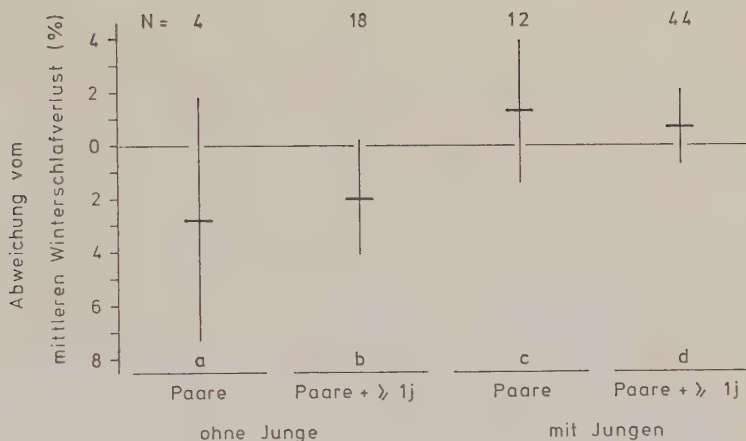


Abb. 8: Abweichungen individueller, relativer Winterschlafverluste vom Mittelwert der entsprechenden Alters- und Geschlechtsklasse. Mittelwerte und 95%-Vergleichsgrenzen (nach der GT2-Methode errechnet) von Tieren aus Winterschlafgruppen mit/ohne Junge sowie mit/ohne ältere Nachkommen ($\geq 1j$). (ANOVA: $F(3,86) = 1.37$, n.s.; t-Test: ohne/mit Junge, $p < 0.01$).

Innerhalb einzelner Alters- und Geschlechtsklassen fanden sich, je nach Gruppentyp (a, b, c, d), in dem die Tiere überwinterten, keine signifikanten Unterschiede in den relativen Winterschlafverlusten. Die Mittelwerte lagen in allen Klassen ähnlich wie in Abb. 8.

Nur die zweijährigen, noch in der Elternfamilie verbliebenen Weibchen wichen von dem allgemeinen Muster ab. Sie nahmen im Mittel gleich viel ab, ob sie nun mit oder ohne junge Geschwister überwinterten (vgl. dazu die geringeren Winterschlafverluste zweijähriger Weibchen, Abb. 6).

Allgemein verloren ältere Nachkommen umso mehr Gewicht, je mehr Junge mit in der Gruppe winterschliefen ($r_s = 0.473$, $N = 39$, $p < 0.01$).

Hatten territoriale Männchen hohe relative Winterschlafverluste, dann nahmen ihre Weibchen weniger ab ($r_s = -0.490$, $N = 14$, $p < 0.05$, einseitig). Hierbei wurden die Gewichtsabnahme der Männchen damit korreliert, um wieviel weniger als die Männchen ihre Weibchen verloren.

Dadurch wirkten sich hohe Winterschlafverluste beider, verursacht durch andere Faktoren (z.B. Junge im Bau, oder schlechte Bauqualität), nicht aus, und nur die dyadische Beziehung trat hervor.

Die relativen Gewichtszunahmen der Tiere im Sommer unterschieden sich je nach Gruppentyp, indem sie lebten, nicht (ANOVA, $F_{(3,150)} = 0.852$, n.s.). Ebenso wenig korrelierten die Sommerzuwachsdaten mit der Größe der Gruppe oder der Zahl der darin geborenen Jungtiere signifikant. Gleiches gilt für jede Alters- und Geschlechtsklasse einzeln getestet, ausgenommen die territorialen Weibchen (Abb. 7).

Diskussion

1. Extrapolation auf Frühjahrs- und Herbstgewichte

Um die relative Bedeutung der Gewichtszunahme im Sommer und der Gewichtsabnahme im Winter sowie der beeinflussenden Faktoren zu untersuchen, muß man die Frühjahrs- und Herbstgewichte kennen. Diese sind im natürlichen Lebensraum nur an einer begrenzten Zahl von Tieren direkt meßbar, lassen sich aber für weitere Individuen aus Wägungen zu anderen Zeitpunkten extrapolieren. Linear extrapolierte Gewichte würden aber mehr die Wägungszeitpunkte als die tatsächliche Gewichtsveränderung repräsentieren, da die Gewichtszunahme von Alpenmurmeltieren in der aktiven Saison einer Gompertzfunktion folgt (Abb. 2). Da ein gemessenes Gewicht nie genau dem mittleren Gewicht eines Tieres zum Wägungstag entsprach (S. 60), waren auch extrapolierte Gompertzkurven zwangsläufig ungenau: Dies galt vor allem für die Herbstgewichte, die durch die Extrapolation immer unterschätzt wurden (S. 61). Sommerzuwachs und Winterschlafverlust sind also höher als in Abb. 4 und 6 dargestellt. Die Extrapolationsfehler aus Gompertzanpassungen waren dennoch relativ gering (S. 61) und außerdem vermutlich zufällig verteilt; sie dürften deshalb die Ergebnisse nur in der Streuung beeinflussen haben.

Lediglich für reproduzierende Weibchen erscheint die Annahme von Gompertzwachstum fraglich, denn Geburt und Laktation führen vorübergehend zu einer Gewichtsabnahme, bzw. geringerer -zunahme (HOHN & MARSHALL 1966). Extrapolierte Gewichte reproduzierender Weibchen sind deshalb vermutlich ungenauer; Fehler dürften aber auch hier nicht systematisch sein.

2. Gewichtsveränderungen

Alpenmurmeltiere erwachen im Untersuchungsgebiet durchschnittlich zwei Wochen vor dem Ende der Schneeschmelze. Außer Wurzeln und abgestorbenen Pflanzenteilen, die sie auf den wenigen, bereits schneefreien Flächen finden, ist zu dieser Zeit noch keine Nahrung verfügbar. Die Tiere leben daher bis zum Beginn der Vegetationsperiode fast ausschließlich vom Körperfett und nehmen nicht zu (Abb. 1). Eine Gewichtsabnahme in der Zeit war im Gegensatz den Befunden an *M. monax* (BAILEY & DAVIS 1965, DAVIS 1976) nicht festzustellen. Nach beendeter Schneeschmelze beginnt die Vegetation kräftig zu wachsen, und die Tiere finden junge Triebe, ihre bevorzugte Nahrung (BIBIKOW 1968), im Überfluß. Nach dieser Zeit exponentieller Gewichtszunahme flacht die Kurve langsam ab, geht aber bis zum Beginn des nächsten Winterschlafes nicht in Sättigung (Abb. 2). Von Ende Juni bis Anfang Juli werden die Almen von Kühen fast vollständig abgeweidet. Die Murmeltiere beeinträchtigt diese starke Nahrungskonkurrenz nicht wesentlich, denn sie nehmen in der Zeit kaum merklich weniger zu (Abb. 2). Wird das Vieh im August auf höhergelegene Almen getrieben (Kap. I), so folgt eine etwas höhere Gewichtszunahme der Murmeltiere als nach idealem Gompertzwachstum zu erwarten wäre (Abb. 2). Die landwirtschaftliche Nutzung der Almen ist für sie offenbar auch vorteilhaft, denn dadurch werden ihnen im August wieder stark wachsende, nährstoffreiche Pflanzen geboten.

Mit dem erstaunlich wenig variablen Beginn des Winterschlafes (Tab. 1) wird möglicherweise das Verhältnis zwischen aufgenommener und verbrauchter Energie optimiert: Durch den im Herbst abnehmenden Nährwert der Pflanzen verschlechtert sich die Energiebilanz eines noch fressenden, homoiothermen Murmeltieres. Etwa Anfang Oktober könnte der Zeitpunkt sein, ab dem es

lohnender wird, nicht mehr zu fressen und dafür in den energiesparenden Winterschlaf zu gehen. Anders wäre nicht verständlich, warum die Tiere nicht länger aktiv bleiben. Der erste Schnee fällt im Untersuchungsgebiet kaum vor November, beständig schneebedeckt ist das Gebiet selten vor Mitte Dezember. Proximal wird der Winterschlafbeginn wahrscheinlich, wie bei anderen Erdhörnchen (PENGELLEY 1968, ARMITAGE & SHULENBERGER 1972), durch einen circannualen Rythmus bestimmt.

Je länger ein Territorium schneebedeckt war, desto später beendeten dessen Bewohner den Winterschlaf (S. 63) und umso mehr Gewicht verloren sie (S. 67).

Die Länge der relevanten Vegetationsperiode beeinflusste die Gewichtszunahme der Tiere in der aktiven Saison erstaunlicherweise negativ (S. 67). Wie beim Gelbbauchmurmeltier (WEBB 1980) ist dies auf Hitzestreß im Sommer zurückzuführen (TÜRK & ARNOLD in prep.): Der Schnee schmilzt in südseitig an steilen Hängen liegenden, lange am Tag von der Sonne beschienenen, tiefergelegenen Territorien früher (ARNOLD, unveröffentlichte Daten) und die Vegetation beginnt dort früher zu wachsen. Wegen der intensiveren Sonneneinstrahlung sind solche Gebiete im Winter und im Frühjahr vorteilhaft, im Sommer aber ungünstig, da die Tiere weniger Zeit außerhalb der Baue verbringen und fressen können. Bessere Bedingungen im Frühjahr können offenbar die schlechteren Sommerbedingungen nicht kompensieren.

Um wieviel höher das Frühjahrsgewicht eines Tieres einer bestimmten Alters- und Geschlechtsklasse über dem des Vorjahres lag, war nur von der Länge des Winterschlafes, nicht aber von der Länge der relevanten Vegetationsperiode beeinflusst (S. 68). Selbst wenn man, wie für adulte Tiere geschehen, die tatsächlichen Gewichtsveränderungen betrachtet (S. 68) und nicht die Zeitspannen, in denen sie erfolgen, wird die größere

Bedeutung der Winterbedingungen gegenüber den Sommerbedingungen deutlich. Der jährliche Zuwachs ist also im Wesentlichen durch den Winterschlafverlust bestimmt. Daher kann BARASH's (1974b) Hypothese, daß langsames Erreichen des Adultgewichtes bei Murmeltieren mit den kurzen Vegetationsperioden ihrer Lebensräume zu erklären sei, für Alpenmurmeltiere eindeutig abgelehnt werden. Einen entsprechenden Befund teilte auch WEBB (1980) vom Gelbbauchmurmeltier mit.

Für geschlechtsreife Tiere sind die Fettreserven, die nach dem Winterschlaf noch verbleiben, besonders wichtig. Tiere mit hohen Fettreserven können sich mehr Energieaufwand leisten und werden dadurch erfolgreicher sein: Die Paarung und damit verbundene intrasexuelle Konkurrenz findet überwiegend in der nahrungsarmen Zeit statt. Früh erwachende Tiere können auch große Teile benachbarter Territorien erobern (Kap. I). Weibchen verbessern die Überlebenschancen ihres neuen Nachwuchses, wenn sie früh werfen (ARMITAGE & DOWNHOWER 1974), d.h. die Jungen zum Teil noch vor dem Ende der Schneeschmelze austragen.

3. Fortpflanzung und elterliche Brutpflege

Die größere Bedeutung der Überwinterungsbedingungen gegenüber den Sommerbedingungen fand sich in den Korrelationen der Gewichtsvariablen mit dem weiblichen Fortpflanzungserfolg wieder (Abb. 7): Der relative Sommerzuwachs im vergangenen Jahr beeinflusste die Zahl entwöhnter Junger nicht. Dagegen hatten Weibchen umso höheren Fortpflanzungserfolg, je weniger sie im Winter abnahmen.

Die hohen Kosten der Reproduktion lassen sich daraus ablesen, daß reproduzierende Weibchen mit zunehmender Zahl entwöhnter Junger relativ weniger zunahm (Abb. 7). Mütter leisten über die Entwöhnung hinaus Brutpflege. Vermutlich wärmen sie ihre Jungen während des Winters

Kap. III), denn sie hatten umso höhere relative Winterschlafverluste und folglich geringere Fettreserven im Frühjahr, je mehr Junge mit ihnen überwinterten (Abb. 7). Die Kosten dieser Brutpflege sind echte elterliche Investitionen im Sinne von TRIVERS (1972), da sie die zukünftige Fertilität vermindern (Abb. 7).

Die Fortpflanzung erschöpft die Weibchen von Jahr zu Jahr mehr. Sie müssen deshalb spätestens nach drei aufeinanderfolgenden Würfen mindestens ein Jahr pausieren (Kap. I), um wieder Körperfettreserven anzusammeln.

Territoriale Männchen unterstützen ihre Paarpartner vermutlich bei der Thermoregulation während des Winterschlafes, bzw. investieren auch in die Jungen. In Winterschlafgruppen mit Jungen, aber ohne ältere Nachkommen, schienen sie mehr abzunehmen als alleine mit dem Weibchen überwintende (S. 74). In der Gesamtstichprobe sank jedoch der relative Winterschlafverlust der territorialen Männchen mit der Zahl der Jungen in der Winterschlafgemeinschaft. Da die meisten Daten dieser Stichprobe von Familien mit älteren Jungtieren stammten, scheinen territoriale Männchen die Kosten, die Junge während des Winterschlafes verursachen, auf ältere Nachkommen abzuwälzen.

Manche Männchen scheinen sich auch auf Kosten ihres Weibchens zu schonen, denn territoriale Weibchen nahmen während des Winterschlafes umso mehr ab, je weniger ihre Männchen an Gewicht verloren (S. 75). Hier spiegeln sich eventuell die zu erwartenden Fortpflanzungschancen wider: Hatte das Weibchen viele Junge, oder warf es bereits mehrere Jahre hintereinander, dann wird es sich im nächsten Frühjahr weniger wahrscheinlich fortpflanzen (vgl. Abb. 7). Für das Männchen ist es dann vielleicht vorteilhafter, mehr auf die eigene Kondition zu setzen und damit seine Kopulationschancen mit Weibchen benachbarter Territorien zu erhöhen (vgl. Kap. I).

Alle Interpretationen der Trends in den Winterschlafverlusten

territorialer Männchen bleiben jedenfalls wegen der schmalen Datenbasis spekulativ.

Das Geschlechterverhältnis eines Wurfes korrelierte mit keiner Gewichtsvariablen der Eltern signifikant. Der leichte Trend zu weniger Männchen im Wurf bei Weibchen, die im vorangegangenen Winter stark abgenommen hatten ($r_s = -0.158$, $N = 14$, n.s.) ist möglicherweise nicht zufällig, denn nach langen Wintern war das Populationsgeschlechterverhältnis der Jungen ausgeglichener (Kap. I).

4. Bedeutung der sozialen Thermoregulation

Kleinere Tiere müßten im Winter relativ viel Gewicht verlieren, denn kleinere Körper strahlen wegen ihres ungünstigeren Oberflächen-Volumen Verhältnisses mehr Wärme ab. Erstaunlicherweise korrelierte das Herbstgewicht eines Tieres mit seinem folgenden, relativen Winterschlafverlust genau entgegengesetzt als erwartet (S. 72). Dies verursacht der gemeinsame Winterschlaf der Familienmitglieder:

- (1) Durch den engen Körperkontakt (Kap. III) wirkt die ganze Winterschlafgruppe physikalisch beinahe wie ein Körper. Geringe Größe einzelner Individuen ist dann nicht mehr bedeutend.
- (2) Die schwereren Tiere (Eltern und adulte Nachkommen) tragen offenbar mehr zur gemeinsamen Thermoregulation bei (deshalb die negative Korrelation, S. 72). Schon BIBIKOW (1968) vermutete, daß die stärkeren Tiere die Nestkammer eines Winterschlafbaues bei Kälteeinbrüchen auf erträgliche Temperaturen erwärmen.

Große Winterschlafgemeinschaften bringen vermutlich nicht nur Vorteile. Mit zunehmender Zahl gemeinsam winterschlafender Tiere dürften häufiger Störungen auftreten und die Winterschlafzyklen schlechter synchronisiert

werden (Kap. III). Vielleicht erklären sich daraus die relativ geringen Winterschlafverluste alleine überwinternder Paare (Abb. 8).

Die optimale Größe einer Winterschlafgemeinschaft wird sich aus ihrer Alterszusammensetzung und der Qualität des Winterschlafbaues ergeben (siehe Diskussion Kap. III).

5. Helfer

Junge Murmeltiere und Eltern überleben den Winter wahrscheinlicher, wenn noch ältere Geschwister mit ihnen zusammen überwintern (Kap. I). Offenbar helfen ältere Nachkommen den Eltern, die Jungen im Winter zu wärmen. Die Kosten, die sie dabei auf sich nehmen, führen zu höheren Winterschlafverlusten (S. 75). Trotzdem wird die Überwinterung mit der Familie für sie günstiger sein, als alleine in einem Bau unbekannter Qualität Winterschlaf zu halten. Außerdem gewinnen Helfer an indirekter Fitneß, da Jungtiere in der Regel ihre Geschwister sind (Kap. I) und sich ihre Mutter im nächsten Jahr wahrscheinlicher fortpflanzen wird (Abb. 7), wenn sie sie bei der Brutpflege im Winter entlasten.

Der Nutzen, den Eltern durch Helfer erlangen, ging aus den relativen Gewichtsabnahmen nicht so deutlich hervor (Abb. 8) wie aus den Mortalitätsdaten (Kap. I). Vermutlich verursachte dies die unterschiedliche Datenbasis; von Tieren der Seeaualm (siehe Kap. I), dem schlechtesten Murmeltierhabitat im Untersuchungsgebiet, lagen keine Gewichtsdaten vor.

Zweijährige Töchter tendieren weniger als zweijährige Söhne dazu, noch einen vierten Winter mit der Elternfamilie zu verbringen (Kap. I). Sie sollten daher versuchen, ihre dritte Überwinterung in möglichst gutem Zustand zu beenden. Wandern sie im folgenden Frühjahr ab, so werden sie wahrscheinlicher ein eigenes Territorium finden oder erobern können, wenn

sie kräftig sind. Tatsächlich nahmen zweijährige Weibchen im Winter weniger ab als zweijährige Männchen (Abb. 6), vermutlich weil sie der Winterschlafgemeinschaft bei der sozialen Thermoregulation nicht mehr helfen (S. 75).

6. Schlußfolgerung

Seit BARASH's Hypothese zu den ökologischen Ursachen geringer Fruchtbarkeit und später Abwanderung der Nachkommen bei Murmeltieren wird kontrovers diskutiert, ob zwischen- und innerartlich unterschiedliche Gewichtszunahmeraten das Sozialverhalten beeinflussen (siehe Diskussion 6.. Kap. I). Diese Diskussion mußte aus folgenden Gründen unfruchtbar bleiben:

- (1) Es wurde stets lineares Wachstum angenommen (BARASH 1973a, 1973b, 1974b, ARMITAGE et al. 1976, ANDERSON et al. 1976). Da biologisches Wachstum aber höchstens in kurzen Zeiträumen linear verläuft, sind derart vereinfachend geschätzte Werte kaum aussagekräftig (vgl. KIELL & MILLAR's (1978) Übersicht der Gewichtszunahmen von Erdhörnchen).
- (2) Die Gewichtsabnahme der Tiere im Winter wurde bisher fast vollständig vernachlässigt, obwohl sie bedeutender ist als die Gewichtszunahme.

Nach den Ergebnissen dieses Kapitels ist die späte Abwanderung bei Alpenmurmeltieren als Anpassung an die harten Überwinterungsbedingungen im alpinen Lebensraum aufzufassen. Vermutlich erhöhen ältere Nachkommen ihre Gesamtfitneß mehr, wenn sie die Eltern im Winter bei der Brutfürsorge für ihre jüngeren Geschwister unterstützen.

Kapitel III

Sozialer Winterschlaf bei Alpenmurmeltieren

Einleitung

Winteraggregationen sind für viele nicht winterschlafende Nager, besonders aus der Familie **Cricetidae**, beschrieben (WEST & DUBLIN 1984). Wenn ein Individuum zusammen mit anderen im Nest ist, muß es weniger Energie für die Thermoregulation aufwenden als wenn es alleine wäre (Literatur siehe Diskussion). Dieser Vorteil wurde als möglicher Selektionsdruck für die Evolution von Sozialverhalten angenommen (MADISON 1984).

Die Arten der Gattung **Marmota** leben, bis auf das Waldmurmeltier, alle sozial, und ein wesentliches Merkmal ihrer sozialen Organisation ist die gemeinsame Überwinterung von Gruppen in einem Bau (BRONSON 1964; BIBIKOW 1968; BARASH 1973b; ANDERSON et al. 1976; JOHNS & ARMITAGE 1979; HOLMES 1984). Das soziale Leben der Murmeltiere kann als Anpassung an die langen Winter ihrer Lebensräume aufgefaßt werden, die soziale Thermoregulation während des Winterschlafes erfordern (Kap. I). Der soziale Winterschlaf und die für das Individuum daraus erwachsenden Vor- und Nachteile wurden aber bisher an keiner Art untersucht.

Die Mitglieder einer Familiengruppe des Alpenmurmeltiers verbringen den Winter immer gemeinsam in einem Bau, auch wenn innerhalb eines Familienterritoriums mehrere geeignete Winterschlafbaue vorhanden sind. Nachkommen bleiben über die Geschlechtsreife hinaus bis nach der zweiten Überwinterung im Familienverband, meistens noch länger. Junge Alpenmurmeltiere überlebten ihren ersten Winter wahrscheinlicher, wenn neben den Eltern noch ältere Geschwister mit ihnen im Winterschlafbau waren und adulte Tiere starben nur dann, wenn sie ohne ältere Nachkommen überwinterten (Kap. I).

Worin könnten die Vorteile der gemeinsamen Überwinterung bestehen?
Winterschlafende Säuger wechseln regelmäßig von längeren Phasen der

Torpidität mit Körpertemperaturen knapp über der Umgebungstemperatur (= Heterothermie, niedriger Sollwert) zu kürzeren Phasen mit normaler Körpertemperatur (= Homoeothermie, normaler Säugersollwert) und umgekehrt (MORRISON & GALSTER 1975).

Die meiste Energie während des Winterschlafes wird für die Erwärmungen des Körpers zur Normaltemperatur (ca. 100-facher Stoffwechsel der Torpidität) und deren Erhaltung (ca. 10-facher Stoffwechsel der Torpidität) verbraucht (BENEDICT & LEE 1938; BAILEY & DAVIS 1965; TUCKER 1965). Der Energieverbrauch ist im torpiden Zustand aber nur in einem bestimmten Bereich der Umgebungstemperatur minimal. Ist diese höher, laufen die Stoffwechselvorgänge passiv schneller ab, wie jede chemische Reaktion. Sinkt die Umgebungstemperatur darunter, wird die Körpertemperatur auf einen, allerdings zwischen Individuen und selbst innerhalb eines Individuums variablen Sollwert hin geregelt (HELLER & COLLIVER 1974; FLORANT & HELLER 1977). Sinkt die Körpertemperatur weiter unter eine, wiederum variable kritische Schwelle, wachen die Tiere auf und entgehen so dem Erfrieren (= Notaufwärmreaktion) (HELLER & HAMMEL 1972; LYMAN & O'BRIEN 1972; Übersicht in WIT & TWENTE 1983b).

Wechseln die Mitglieder einer in engem Körperkontakt überwinternden Gruppe gleichzeitig von Hetero- zu Homoeothermie, müßten sich für jedes Individuum folgende energetische Vorteile ergeben:

1. Während der Homoeothermie wird der Energieverbrauch geringer sein, da sich die Gruppenmitglieder gegenseitig wärmen.
2. Bei Umgebungstemperaturen unter dem günstigen Bereich wird die Körpertemperatur jedes Individuums in der heterothermen Phase, wegen des Körperkontaktes zu anderen, langsamer den Grenzwert erreichen, ab dem sie wieder unter Energieaufwand geregelt werden muß.

3. Da die Tiere ihre Körpertemperaturen gemeinsam leichter oder länger über der kritischen Schwelle halten können, werden sie weniger notaufwärmen müssen.

4. Durch gegenseitiges Erwärmen beim Übergang zur Homoeothermie dürften sich verkürzte Zeiten besonders hohen Energieverbrauches ergeben.

Diese Vorteile müßten aber nicht für alle Gruppenmitglieder gleichermaßen gelten. Einzelne Individuen könnten auf Kosten der anderen Energie sparen.

In dieser Arbeit wird erstmals am Beispiel des Alpenmurmeltieres der Verlauf eines sozialen Winterschlafes dargestellt. Wechseln die Mitglieder einer Gruppe zeitlich aufeinander abgestimmt von Hetero- zu Homoeothermie? Halten sie engen Körperkontakt? Wärmen einzelne Gruppenmitglieder bevorzugt nach anderen zur normalen Körpertemperatur auf oder sind häufig kälter als diese? Welche energetischen Vor- und Nachteile aus Antworten auf diese Fragen zu folgern sind, wird im Zusammenhang mit Freilanddaten diskutiert.

Material und Methoden

1. Versuchsbeschreibung

Als Vorversuch wurde vom 13.10.82 bis 9.4.83 ein adultes Murmeltierweibchen in der Klimakammer bei Umgebungstemperaturen von 1-8°C ($\bar{x} = 7.4 \pm 1.3^\circ\text{C}$) und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 80% im Dauerdunkel gehalten. Der zweigeteilte Käfig enthielt in einem Teil Nestmaterial, Futter und Wasser standen ad. lib. zur Verfügung. Ein Thermofühler im Fell des Tieres zeigte an, wann das Tier hetero-, bzw. homoeotherm war.

Vom 21.3.83 bis 29.3.83 und vom 5.4.83 bis 9.4.83 wurde das Tier in einen geschlossenen Flexiglaszylinder ohne Nestmaterial gesetzt und der O_2 -Verbrauch im hetero- und homoeothermen Zustand, im offenen System gemessen (POHL 1970). Die nahe der Wand gemessene Umgebungstemperatur im Meßzylinder betrug am 24.3. 6.3-8.0°C; am 25.3. 7-5.5°C; am 26.3. 6.1-7.8°C; am 27.3. 8.2-10.0°C; am 28.3. 10.0-11.5°C und am 29.3. 6.2-8.1°C. Wenn der O_2 -Verbrauch des heterothermen Tieres bei der durchschnittlichen Umgebungstemperatur eines Tages minimal war und mindestens 20 min stabil blieb, wurde dieser Wert für Abb. 9 übernommen. Der O_2 -Verbrauch im homoeothermen Zustand wurde nach gleichen Kriterien am 23.3.83 und 8.4.83 bei Umgebungstemperaturen von 8.3-10.2°C gemessen.

Im Herbst 1983 wurden 3 komplette Murmeltiergruppen gefangen. Die Gruppe 1 bestand aus einem adulten Paar, die Gruppe 2 aus Eltern und drei in diesem Jahr geborenen Jungen (Juvenile). Die Gruppe 3 setzte sich aus dem Elternpaar, einem zweijährigen Sohn und zwei Juvenilen zusammen. Aus Gruppe 3 entkam das adulte Weibchen vor Versuchsbeginn. Die Tiere wurden im Winter 1983/84 in derselben Klimakammer gruppenweise in Holzkisten (120x60x75 cm) gehalten. Ein weibliches Jungtier der Gruppe 2 war bis

9.2.84 alleine in einer Kiste in einer anderen Klimakammer, um die Zahl der Jungtiere in Gruppe 2 und 3 gleich zu halten (Tab. 1).

Jede Kiste war in zwei gleich große Kammern mit einem Verbindungsgang geteilt; eine Kammer war mit Heu ausgestattet. Diese Nestkammer war etwa so groß wie die eines natürlichen Baues (vgl. BIBIKOW 1968, KAPITONOV 1978). Im Boden der Außenkammer steckten zwei Thermofühler und maßen die Umgebungstemperatur. Die Gruppen 1 und 2 waren von 12.10.83 bis 28.3.84, Gruppe 3 von 12.10.83 bis 5.3.84 bei Umgebungstemperaturen von 4-10°C (Gruppe 1 und 2: $\bar{x} = 6.5^{\circ}\text{C} \pm 1.05$; Gruppe 3: $\bar{x} = 6.0^{\circ}\text{C} \pm 1.05$), schwachem Rotlicht (0.3 Lux) und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 80% in der Klimakammer. Ihnen stand während der ganzen Versuchszeit weder Futter noch Wasser zur Verfügung. Durch die Plexiglasdeckel der Kisten konnten die Tiere während der ganzen Versuchszeit mit rotempfindlichen Videokameras beobachtet werden.

Gruppe 1	Gruppe 2	Gruppe 3
ad ♂	ad ♂	ad ♂
ad ♀	ad ♀	2j ♂
	juv ♂	juv ♀
	juv ♀	juv ♀

Tab. 1: Zusammensetzung der drei, während des Winters 1983/84 untersuchten Gruppen. Das 3. Jungtier der Gruppe 2 (ohne implantierten Sender) wurde am 9.2.84 wieder zu seiner Gruppe gesetzt (siehe Text).

Den in Tabelle 1 aufgeführten Tieren wurden im Oktober, bevor sie in die Klimakammer gesetzt wurden, unter Narkose Sender in die Bauchhöhle implantiert, deren Impulsrate temperaturabhängig war (Hersteller: Fa. Reichenbach, Freiburg i.Br., Gewicht 19g). Die Sender waren in Kunstharz und zusätzlich in eine 1:1 Mischung aus Bienenwachs und Paraffin eingebettet. Eine Antenne auf dem Deckel jeder Kiste empfing die Signale.

Alle 100 s wurde von jedem Tier ein Körperkerntemperaturwert auf Lochstreifen gespeichert.

2. Definitionen

Abb. 1 zeigt den Verlauf der Körpertemperatur eines Tieres in einem vollständigen Winterschlafzyklus und die im folgenden definierten Zeitspannen und Körpertemperaturen, bzw. deren Differenzen.

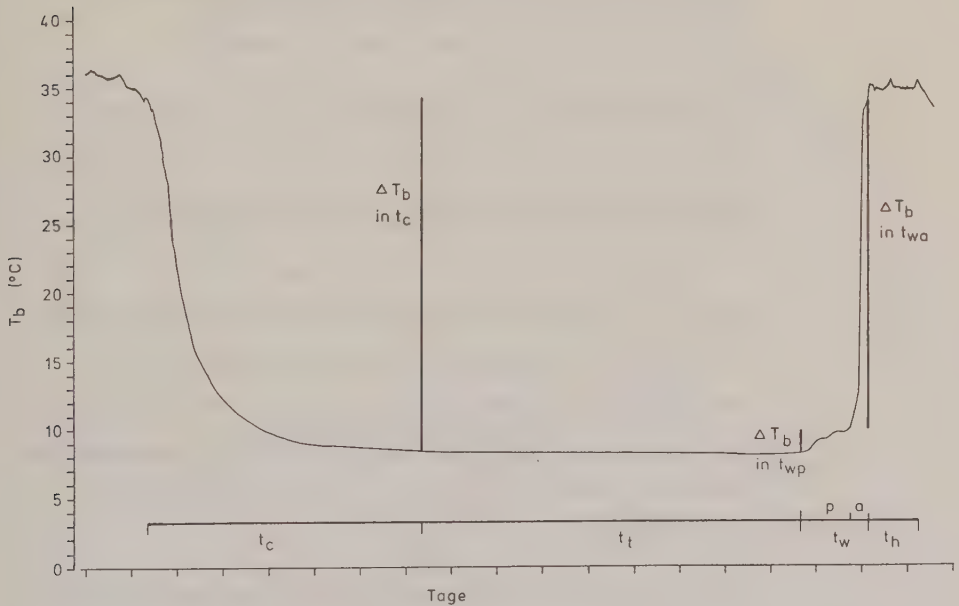


Abb. 1: Graphische Darstellung der im Text definierten Zeiten (t) und Körpertemperaturveränderungen (ΔT_b) am Körpertemperaturverlauf eines Tieres während eines vollständigen Winterschlafzyklus. Die Aufwärmzeit (t_w) ist in ihren passiven (p) und aktiven (a) Anteil getrennt.

Zeiten die relativ zu anderen Tieren definiert wurden und durchschnittliche Körpertemperaturen (Δt , T_b , siehe unten) sind in Abb. 1 nicht dargestellt. Ein vollständiger Winterschlafzyklus ist definiert als die Zeit vom Beginn eines Auskühlens bis zum Beginn des

nächsten ("short hibernation cycle", MORRISON & GALSTER 1975).

Als Notaufwärmreaktion galt, wenn ein Tier auf sinkende Umgebungstemperaturen innerhalb weniger Stunden mit aktivem Erwärmen zur Homoeothermie reagierte (vgl. S. 87).

2.1. Phasenlängen (t, gemessen in Stunden)

t_c = Auskühlzeit; die Zeit nach Ende der Homoeothermie, in der die Körpertemperatur kurvilinear absinkt, bis sie in einen horizontalen Verlauf übergeht (graphisch ermittelt).

Δt_c = Die Verzögerung mit der ein Tier dem ersten im Nest beim Auskühlen folgt.

t_t = Torpiditätszeit; die Zeit nach Ende der Auskühlzeit bis zur nächsten passiven oder aktiven Erwärmung.
Während der Torpiditätszeit verändert sich die Körpertemperatur bei konstanter Umgebungstemperatur nicht, sie folgt aber Änderungen der Umgebungstemperatur. Treten solche Änderungen am Übergang der Auskühlzeit zur Torpiditätszeit auf, kann weder das Ende von t_c noch der Beginn von t_t exakt festgelegt werden (vgl. Abb. 2, 3, 4 mit Tab. 2).

Als Ende der Torpiditätszeit gilt der Zeitpunkt unmittelbar vor der nächsten homoeothermen Phase, ab dem die Körpertemperatur in ihrem Verlauf nicht mehr der Umgebungstemperatur folgt.

t_w = Aufwärmzeit; die Zeit der Erwärmung des Körpers vom Ende des torpiden bis zum Beginn des homoeothermen Zustandes.

t_{wp} = Der Teil von t_w in dem die Körpertemperatur sehr unregelmäßig steigt. Das Tier wird von bereits homoeothermen Familienmitgliedern passiv erwärmt.

- t_{wa} = Der auf t_{wp} folgende Teil von t_w , in dem die Körpertemperatur steil sigmoidal ansteigt. Das Tier erwärmt sich aktiv.
- Δt_w = Die zeitliche Verzögerung, mit der ein Tier dem Ersten im Nest mit dem aktiven Erwärmen folgt.
- t_{red} = Heterotherme Phase; die Gesamtzeit mit reduziertem Stoffwechsel ($= t_c + t_t + t_{wp}$).
- t_h = Homoeotherme Phase; die Zeit vom Ende des sigmoidalen Körpertemperaturanstiegs bis zum erneuten beständigen Absinken.

2.2. Temperaturen, Temperaturdifferenzen und Geschwindigkeit der Änderung

- T_a = Die durchschnittliche Umgebungstemperatur während der definierten Zeiten.
- T_b = Durchschnittliche Körpertemperatur in der Zeit t_t oder t_h , für t_t in Zeiten konstanter T_a (graphisch ermittelt). T_b in t_h wird im Text auch normale Körpertemperatur genannt.
- ΔT_b = Anstieg oder Abfall der Körpertemperatur in t_c , t_{wp} , t_{wa} .
- $T_b - T_a$ = Die durchschnittliche Differenz zur Umgebungstemperatur.
- v = Geschwindigkeit der Änderung der Körpertemperatur in einer der definierten Zeiten (z.B. v in $t_c = \Delta T_b$ in t_c/t_c).

2.3. Zahl der wärmeren Tiere im Nest (#)

$\#t_c$ = Anzahl noch homoeothermer Tiere in der Gruppe wenn ein Individuum auszukühlen beginnt.

$\#t_t$ = Anzahl der Tiere in der Gruppe die während der torpiden Phase wärmer sind.

$\#t_w$ = Anzahl bereits homoeothermer Tiere in der Gruppe wenn ein Tier mit dem aktiven Erwärmen beginnt.

3. Störungen

Am 29.11.83. fiel die Klimakammer in der der Versuch stattfand aus. Alle Kisten wurden bis 1.12.83 in eine andere Klimakammer gestellt. Zur Zeit des Ausfalls befanden sich die Tiere der Gruppe 2 gerade in homoeothermen Phasen, die Tiere der anderen Gruppen erwärmten sich durch die Störung vorzeitig. Wegen des Rücktransportes am 1.12.83 unterbrachen einzelne Tiere bereits begonnene Auskühlphasen; in den Gruppen 1 und 2 nur kurzfristig (Abb. 2, 3), in Gruppe 3 aber länger (Abb. 4).

Am 9.2.84 wurden alle Tiere gewogen. Durch diese Störung beendete Gruppe 1 die torpide Phase des Zyklus 9 am Tag darauf (Abb. 2). Am Wägungstag wurde das alleine gehaltene Jungtier zu seiner Gruppe (2) gesetzt.

Möglicherweise beeinflusste dies den weiteren Winterschlafverlauf der Gruppe 2. Ebenfalls am 9.2.84 wurde das adulte Männchen der Gruppe 3 aus dem Versuch genommen, da es bedenklich abgemagert war.

4. Auswertung

Für die Variablen der Homoeothermie und die Dauer der Heterothermie, bzw. der Torpidität, wurden nur ungestörte, echte Winterzyklen (vgl. S. 96) ausgewertet; für die Variablen von t_c und t_t nur solche, wo der

Übergang bestimmbar war (vgl. Def.).

Ab dem Zyklus 8 der Gruppe 2 wurden von dieser Gruppe die Dauern der Torpidität (t_t) und der Heterothermie (t_h) nicht ausgewertet, da das am 9.2. dazugesetzte Jungtier diese möglicherweise beeinflusste. Auch der durch eine Notaufwärmreaktion verkürzte Zyklus 6 der Gruppe 2 wurde für t_t und t_{red} nicht ausgewertet, um aus den Daten der Gruppen 1 und 2 eine verlässliche Berechnung der unbeeinflussten Dauer der Homoeothermie und Torpidität zu erhalten. Gruppe 3 wurde für diese Berechnung nicht verwendet (siehe Ergebnisteil), deshalb ist der Zyklus 3 dieser Gruppe, der durch Notaufwärmen des adulten Männchens beendet wurde, in der Auswertung enthalten (Tab. 2).

Aus Tab. 2 wird ersichtlich, welche Zyklen der Tiere der 3 Gruppen für t_t , t_{red} und Variable der Homoeothermie verwendbar waren (im Text als "unbeeinflusste Zyklen" bezeichnet). Jeder Zyklus eines Tieres galt für die statistische Auswertung als unabhängiges Ereignis.

	Variable t_t	Variable t_{red}	Variable t_h und zugehörige Variable
Gruppe 1	2 3 5 6 7 10 11	2 3 4 5 6 7 8 10 11	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 (11 ohne ad ♂)
Gruppe 2	2 3 4 5	2 3 4 5 7	1 2 4 5 6 7 8 9 10 (10 ohne juv ♂)
Gruppe 3	2 3 5 6	2 3 5 6 7 (7 ohne ad ♂)	1 2 4 5 6 7 8 9 (6 und 9 ohne ad ♂)

Tab. 2: Die Winterschlafzyklen der Gruppen, von denen die Dauer der torpiden und heterothermen Phasen, bzw. alle Meßgrößen der homoeothermen Phasen ausgewertet wurden (vgl. Abb. 2, 3, 4).

Es wurden größtenteils nichtparametrische Verfahren verwendet (SIEGEL 1956), parametrische nur dann, wenn die Daten den Anforderungen dieser Tests genügten (SOKAL & ROHLF 1981). Wenn nicht anders erwähnt, wurde stets zweiseitig geprüft, ob sich Stichproben signifikant unterschieden.

Ergebnisse

1. Verlauf der Körpertemperaturen und Verhaltenskomponenten ihrer

Regulation

1.1. Zyklen

In den Abb. 2, 3, 4 sind die individuellen Verläufe der Körpertemperaturen der Mitglieder aller drei Gruppen dargestellt.

Nach wenigen Tagen in der Klimakammer bei 7 - 8°C begann der Winterschlaf mit der typischen Erhöhung der Amplitude der noch tagesperiodisch schwankenden Körpertemperatur (STRUMWASSER 1959; PIVORUN 1976). Mit der ersten Auskühlphase verschwand die Tagesperiodik des T_b -Verlaufes (POHL 1964). Die Körpertemperatur sank fast auf das Niveau der Umgebungstemperatur und verblieb dort bis zur nächsten homoeothermen Phase. Der erste Zyklus und die letzten waren kürzere Herbst- bzw. Frühjahrszyklen (MORRISON & GALSTER 1975; PIVORUN 1976; TORKE & TWENTE 1977; FRENCH 1982). Wenn ungestört, wechselten alle Tiere einer Familie während des ganzen Winters fast gleichzeitig von Homoeo- zu Heterothermie und umgekehrt. Die einzige Notaufwärmreaktion (siehe S. 92), die in den Gruppen 1 und 2 auftrat, wurde im Zyklus 6 der Gruppe 2 (Abb. 3) durch die Jungtiere verursacht. Die Tiere der Gruppen 1 und 2 waren in unbeeinflussten Zyklen (Tab. 2) durchschnittlich $344 (\pm 43)$ Stunden heterotherm (t_{red}). Die insgesamt kürzere Heterothermie in unbeeinflussten Zyklen in der Gruppe 3 ($\bar{x} = 266 \pm 32h$) war durch das adulte Männchen verursacht, das auch verlängerte homoeotherme Phasen zeigte. Es beendete die Zyklen 3 und 4 nach sinkenden, den Zyklus 8 nach längerer Zeit tiefen Umgebungstemperaturen vorzeitig (Abb. 4).

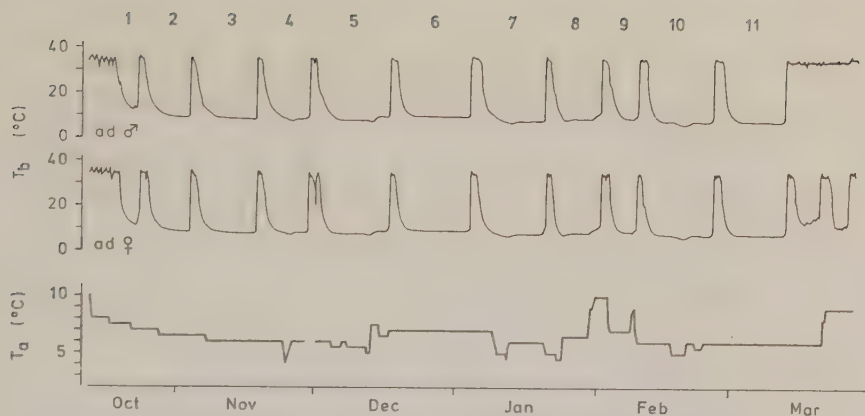


Abb. 2: Die Körpertemperaturverläufe der Tiere der Gruppe 1 während der gesamten Versuchszeit und die zugehörige Umgebungstemperatur. Am oberen Rand sind die ausgewerteten Winterschlafzyklen durchnummeriert.

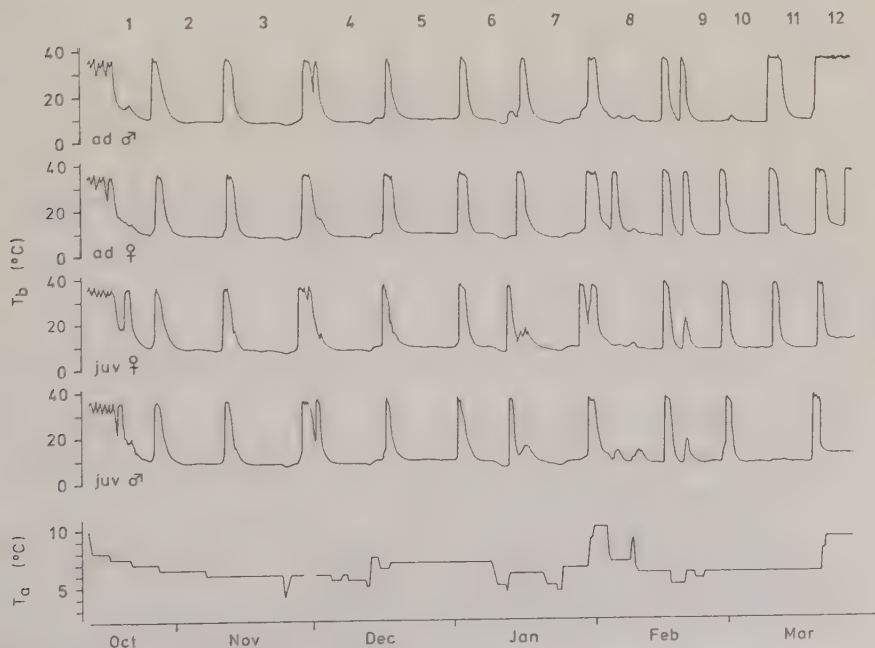


Abb. 3: Die Körpertemperaturverläufe der Tiere der Gruppe 2 während der gesamten Versuchszeit und die dazugehörige Umgebungstemperatur. Am oberen Rand sind die ausgewerteten Winterschlafzyklen durchnummeriert.

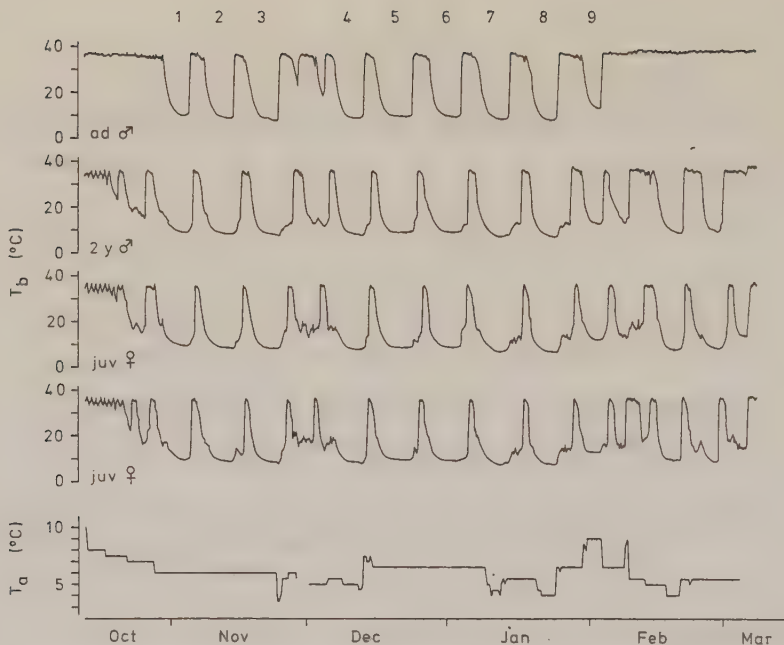


Abb. 4: Die Körpertemperaturverläufe der Tiere der Gruppe 3 während der gesamten Versuchszeit und die zugehörige Umgebungstemperatur. Am oberen Rand sind die ausgewerteten Winterschlafzyklen durchnummeriert.

In allen Gruppen beendeten die adulten Männchen den Winterschlaf als Erste und die Juvenilen als Letzte. Dies entspricht den Verhältnissen im Freiland (Kap. II).

1.2. Einfluß der Umgebungstemperatur auf das Kontaktverhalten im Winterschlaf

Vom Beginn des Auskühlens bis zum Ende des nächsten Erwärmens bewegten sich die Tiere kaum mehr. Sie lagen fast immer eng aneinander oder übereinander nicht besonders tief im Nest. Das alleine gehaltene Jungtier war dagegen stets tief im Nest verborgen.

Nur in Gruppe 2 traten temperaturabhängige Ausnahmen von diesem räumlichen Verhalten auf: Erstmals während des Zyklus 6 (Abb. 3) bei einer

Umgebungstemperatur von 7°C zu Beginn des Auskühlens lag das adulte Weibchen alleine in der Außenkammer. Im nachfolgenden Zyklus 7, bei einer Umgebungstemperatur von 6°C zum Auskühlbeginn lagen alle Tiere wieder eng aneinander im Nest.

Mit der relativ hohen Umgebungstemperatur von 10°C zu Beginn des Zyklus 8 wurde versucht, dieses Verhalten erneut zu induzieren. Tatsächlich blieb nur das juvenile Männchen im Nest, alle anderen Tiere lagen ohne Körperkontakt zu anderen in der Außenkammer und nicht mehr in der typischen, eingerollten Winterschlafhaltung. Nach der folgenden Senkung der Umgebungstemperatur auf 7°C erwärmte sich das adulte Weibchen zur Normaltemperatur (Abb. 3) und legte sich, nachdem es wieder bewegungsfähig war, eng an das adulte Männchen und das juvenile Weibchen.

Ein zweiter Versuch verlief ähnlich (Abb. 3): Zu Beginn des Zyklus 9 ($T_a = 6^{\circ}\text{C}$) lagen die beiden Adulten wieder im Außenraum. Beide erwärmten sich nach einer Absenkung der Umgebungstemperatur auf 5°C zur Normaltemperatur, gingen ins Nest zu den Juvenilen zurück und bedeckten die ganze Gruppe mit Heu. Auf wieder steigende Umgebungstemperaturen hin (bis 6°C) gingen die Adulten und ein Jungtier wieder in die Außenkammer. Während der Zyklen 10 und 11 lagen die Tiere ebenfalls, mit Körperkontakt nur zu einem anderen, in beiden Kammern.

1.3. Aufwärmen und Auskühlen

Das Auskühlen (t_c) dauerte durchschnittlich $121 (\pm 30)$ Stunden. Nach der torpiden Phase (t_t) wurden noch kalte Tiere durch bereits warme im Nest durchschnittlich $27 (\pm 23)$ Stunden passiv erwärmt (t_{wp}). Die darauf folgende aktive Erwärmung dauerte $6.9 (\pm 1.8)$ Stunden (t_{wa}). Abb. 5 zeigt im Detail Übergänge von torpiden zu homoeothermen Phasen und wieder zur nächsten Torpidität.

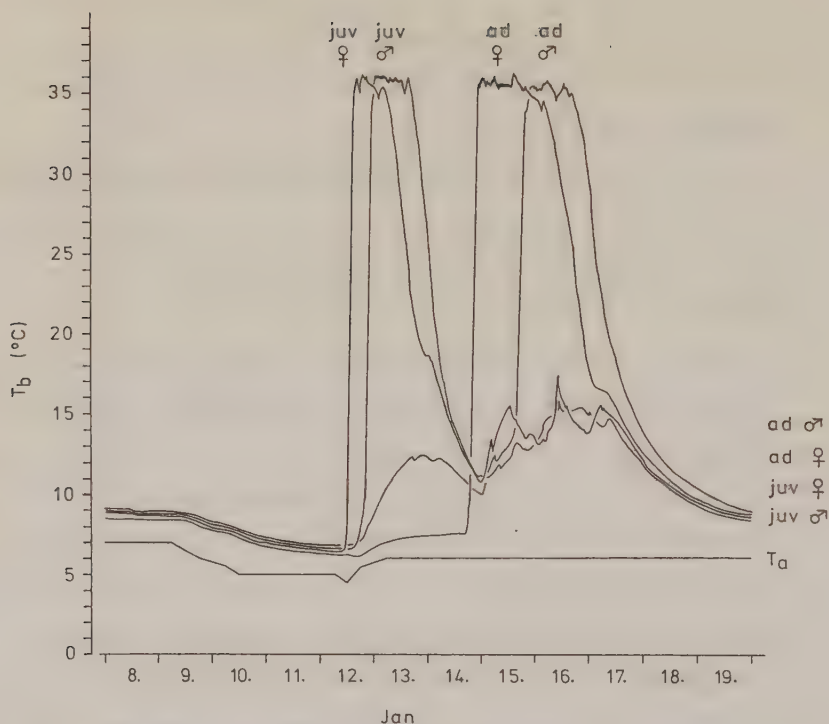


Abb. 5: Vergrößerte Darstellung des Zyklus 6 (Abb. 3) der Gruppe 2 mit übereinandergezeichneten Körpertemperaturen der vier Individuen. Die unterste Linie ist die Umgebungstemperatur (T_a).

Die Koordination dieser individuellen Übergänge war bei diesem Zyklus schlechter als üblich, da die Jungtiere notaufwärmten.

In der torpiden Phase hatten die Tiere wie immer sehr ähnliche Körpertemperaturen, die mit nur geringer Verzögerung den Änderungen der Umgebungstemperatur folgten. Nachfolgend aktiv erwärmende Tiere wurden durch bereits homoeotherme vorab passiv erwärmt. Besonders deutlich war dies am adulten Männchen zu sehen (Abb. 5). Seine Körpertemperatur sank wieder mit denen der auskühlenden Juvenilen und alle wurden erneut passiv erwärmt, als das adulte Weibchen mit normaler Körpertemperatur zu ihnen

ins Nest kam. In der torpiden Phase lag dieses, wie bereits erwähnt, im Außenraum. Seine Körpertemperatur war zu der Zeit die niedrigste und folgte passiv der steigenden Umgebungstemperatur. Solange noch homoeotherme Tiere mit im Nest waren, erreichten andere, bereits auskühlende nie die tiefen Körpertemperaturen der Torpidität (Abb. 5. Juvenile). Erst wenn auch das letzte Tier auszukühlen begann, sanken die Körpertemperaturen der anderen gleichmäßig; vorher verliefen sie ebenso unregelmäßig wie in der Phasen der passiven Erwärmung.

1.4. Körpertemperaturen und Verhalten in den homoeothermen Phasen

Zu Beginn der homoeothermen Phasen waren die Tiere am wärmsten. Mit der Zeit fiel die Körpertemperatur wieder, jedoch nur wenig und unregelmäßig (vgl. MORRISON & GALSTER 1975). Die homoeothermen Phasen der unbeeinflussten Zyklen (Tab. 2) dauerten bei den Mitgliedern von Gruppe 1 und 2 durchschnittlich 24.8 ± 10.5 Stunden.

Wie auch andere Winterschläfer verließen die Tiere nur selten und für kurze Zeit, hauptsächlich zur Harnabgabe, das Nest (vgl. TORKE & TWENTE 1977). Unmittelbar nach dem aktiven Erwärmen war am häufigsten Fellpflege und Nestbauverhalten zu beobachten; letzteres besonders intensiv bei tiefen Umgebungstemperaturen. Schon homoeotherm gewordene Tiere legten sich großflächig an oder auf noch kalte, putzten diese und hüllten sie mit Nistmaterial ein. Die weitaus meiste Zeit unterschied sich das Verhalten im homoeothermen Zustand nicht von dem im heterothermen, außer daß homoeotherme Tiere tiefer im Nest und nie ohne engsten Körperkontakt zu den anderen Familienmitgliedern waren.

2. Einfluß des Körperkontaktes

Heterotherme Tiere lagen nur in Gruppe 2 längere Zeit alleine. Wie sich Körperkontakt während des Auskühlens (t_c) und des Erwärmens (t_{wp} , t_{wa}) auswirkte, ist in Abb. 6, 7, 8 dargestellt.

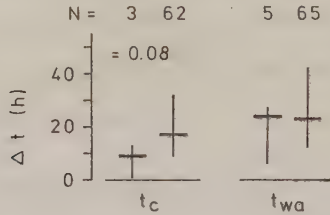


Abb. 6: Die Verzögerung (Δt), mit der alleine liegende (erste Säule) und im engen Körperkontakt liegende Tiere (zweite Säule) dem Ersten in der Gruppe im Beginn des Auskühlens (t_c) oder des Erwärmens (t_{wa}) folgten (Mediane, obere und untere Quartile). Über den Säulenpaaren ist der p-Wert angegeben (Mann-Whitney U-Test).

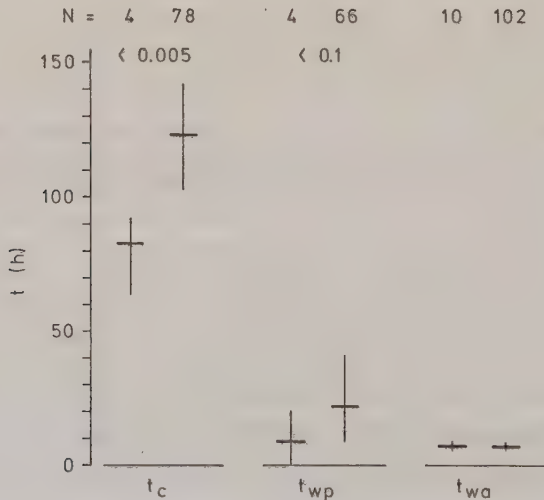


Abb. 7: Unterschiede zwischen alleine liegenden (erste Säule) und eng zusammen liegenden Tieren (zweite Säule) in der Dauer (t) des Auskühlens (t_c), passiven (t_{wp}) und aktiven Erwärmens (t_{wa}) (Mediane, obere und untere Quartile). Über den Säulenpaaren ist der p-Wert angegeben (Mann-Whitney U-Test).

Das Auskühlen und Erwärmen in der Gruppe war nicht schlechter koordiniert, wenn einzelne Tiere alleine lagen (Δt in t_c und t_{wa} , Abb. 6).

Alleine liegende Tiere kühlten schneller aus (t in t_c , Abb. 7), obwohl sie dabei gleiche Temperaturdifferenzen überwandern (ΔT_b in t_c , Abb. 8).

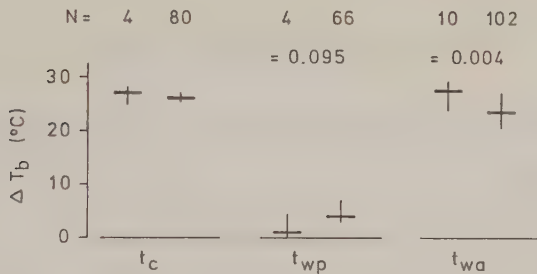


Abb. 8: Unterschiede zwischen alleine liegenden (erste Säule) und eng zusammen liegenden Tieren (zweite Säule) in der Veränderung der Körpertemperatur (ΔT_b) durch Auskühlen (t_c), passives (t_{wp}) und aktives Erwärmen (t_{wa}) (Mediane, obere und untere Quartile). Über den Säulenpaaren ist der p-Wert angegeben (Mann-Whitney U-Test).

Im torpiden Zustand war die Körpertemperatur alleine liegender Tiere ($N = 7$) näher an der Umgebungstemperatur ($T_b - T_a$) als die zusammenliegender ($N = 52$; Mann-Whitney U-Test, $p = 0.01$). Die geringere Temperaturdifferenz, über die sich letztere aktiv zur Homoeothermie erwärmen mußten (ΔT_b in t_{wa} , Abb. 8), war aber nur teilweise dadurch bedingt, denn auch die passive Erwärmung spielte eine Rolle. Eng aneinanderliegende Tiere wurden durch bereits homoeotherme wohl länger (t in t_{wp} , Abb. 7) und deshalb weiter passiv aufgewärmt (ΔT_b in t_{wp} , Abb. 8), der Unterschied war aber in beiden Fällen nicht signifikant. Dies liegt vermutlich an der Datenerfassung, denn solange ein Tier alleine lag, wurde es natürlich nicht passiv erwärmt. Bereits homoeotherme Tiere verließen kurzfristig das Nest (siehe 1.4.) und legten

sich dann auch zu den Tieren, die während der ganzen Torpidität alleine gelegen hatten. In den meisten Fällen wurde dies nicht beobachtet, sondern nur am T_b -Verlauf letzterer festgestellt. Deshalb erscheinen auch alleine liegende Tiere unter "passiv erwärmt".

Die Umgebungstemperatur war für die hier beschriebenen Unterschiede zwischen alleine und im engen Körperkontakt liegenden Tieren nicht verantwortlich, denn sie war für beide Vergleichsgruppen in allen Zeiten nicht signifikant verschieden (Mann-Whitney U-Test, n.s.).

3. Verhalten einzelner Gruppenmitglieder und Unterschiede zwischen den Gruppen

Um durch die Jungtiere verursachte Effekte aufzufinden, wurden die Adulten und die Juvenilen der Gruppe 2 zusammen und getrennt gegen die Gruppe 1 getestet. Die Juvenilen untereinander unterschieden sich weder in Gruppe 2 noch in Gruppe 3. Wegen des offensichtlich untypischen Verlaufes des Winterschlafes in der Gruppe 3, wird diese nur im Gesamtvergleich mit Gruppe 1 und 2 behandelt. Alle Unterschiede wurden, wenn nicht näher erläutert, mit Mann-Whitney U-Tests auf Signifikanz geprüft.

Die Vergleichsgruppen waren in keiner Phase nachweisbar verschiedenen Umgebungstemperaturen ausgesetzt.

3.1. Auskühlen

Innerhalb jeder Gruppe kühlten die adulten Männchen nicht vor den adulten Weibchen bzw. dem zweijährigen Männchen aus (Binomialtest, n.s.). Das Weibchen der Gruppe 1 kühlte schneller aus als das Männchen (v in t_c , $p < 0.05$).

Deutlich unterschiedlich verhielten sich die Adulten und die Juvenilen in Gruppe 2: Die Eltern kühlten häufiger nach den Jungtieren aus

(Friedman-Test: $p < 0.05$; nur unbeeinflusste Zyklen, $p < 0.01$) und das letzte homoeotherme Tier war meistens ein adultes (Binomialtest: $p = 0.02$; nur unbeeinflusste Zyklen, $p = 0.02$). Der schlechter synchronisierte Auskühlbeginn der Gruppe 2 gegenüber der Gruppe 1 (Δt in t_c , $p < 0.05$) war auf die früher einschlafenden Jungtiere zurückzuführen ($p < 0.05$).

Ein ähnliches Ergebnis fand sich in Gruppe 3: Entweder das adulte oder das zweijährige Männchen war öfter das letzte homoeotherme Tier (Binomialtest: $p = 0.02$).

3.2. Torpiditätszeit

In allen torpiden Phasen lag in Gruppe 1 die Körpertemperatur des Männchens weiter über der Umgebungstemperatur als die des Weibchens ($T_b - T_a$ in t_c , $p < 0.002$). In Gruppe 3 war das adulte Männchen in mehr torpiden Phasen wärmer als das zweijährige (Binomialtest, $p = 0.008$); die Adulten der Gruppe 2 unterschieden sich nicht.

Die Juvenilen in Gruppe 2 waren häufig kälter als die Eltern (Friedman-Test, $p < 0.05$), und bis auf einen Zyklus war immer ein Adulter der Wärmste im Nest (Binomialtest, $p = 0.003$). Für die unbeeinflussten Zyklen alleine konnte dieses Ergebnis nicht gesichert werden, in 5 von 6 dieser Zyklen war ein adultes Tier das wärmste (Binomialtest $p = 0.109$).

In torpiden Phasen war in der Gruppe 2 immer nur ein adultes Tier besonders warm. Um festzustellen, ob sich dies auf die Körpertemperatur der anderen Familienmitglieder auswirkte, wurden die Daten, wie in Abb. 9 dargestellt, zusammengefaßt.

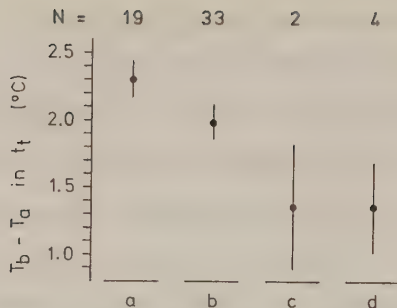


Abb. 9: Differenzen der Körpertemperaturen zur Umgebungstemperatur, dargestellt als Mittelwerte mit, nach der GT2-Methode errechneten, 95%-Vergleichsgrenzen (SOKAL & ROHLF 1981). Am oberen Rand ist das N der Vergleichsgruppen angegeben. Es besteht ein signifikanter Gesamtunterschied (ANOVA: $p < 0.001$), näheres siehe Text.

a = wärmere Adulte im Nest

b = kältere Tiere im Nest

c = alleine liegende Adulte

d = alleine liegende Juvenile

Die Körpertemperatur des jeweils wärmeren Adulten (a) war höher über der Umgebungstemperatur als die der restlichen Gruppenmitglieder (b), wenn die Tiere eng zusammenlagen. Offenbar erwärmte ein Adler die anderen (b), denn alleine liegende Tiere (c, d) waren kälter. Adulte hatten aber nicht generell einen höheren Abstand zur Umgebungstemperatur als Juvenile. Es mag zwar an der Stichprobengröße liegen, daß alleine liegende Adulte (c) nicht wärmer waren als alleine liegende Juvenile (d), doch b ist, obwohl hier die Daten eines der adulten Tiere enthalten sind, signifikant kleiner als a. Außerdem unterschieden sich die Juvenilen der Gruppe 2 in $T_b - T_a$ auch nicht von den beiden Adulten der Gruppe 1.

Die Verhältnisse zwischen Adulten und Juvenilen in Gruppe 3 waren denen in Gruppe 2 ähnlich: In 6 von 7 gemeinsamen Zyklen war das adulte oder das zweijährige Männchen der Wärmste im Nest (Binomialtest: $p = 0.06$). Allerdings war in dieser Gruppe der Abstand der Körpertemperaturen zur Umgebungstemperatur deutlich höher als in den Gruppen 1 und 2

($p < 0.001$). Ebenso auffallend waren die kürzeren torpiden (t_t , $p < 0.001$) und heterothermen Phasen (t_{red} , $p < 0.001$) der Gruppe 3 gegenüber den Gruppen 1 und 2.

Zwischen den Gruppen 1 und 2 und auch innerhalb dieser war weder für die Torpiditätszeit (t_t) noch für die Gesamtzeit mit reduziertem Stoffwechsel (t_{red}) ein Unterschied nachzuweisen.

Das 1982/83 gehaltene adulte Weibchen unterschied sich von den Tieren der Gruppen 1 und 2 in keiner dieser beiden Meßgrößen.

3.3. Erwärmen

In Gruppe 1 wurde das Männchen in allen Zyklen vor dem Weibchen homoeotherm (Binomialtest, $p < 0.001$). Das Weibchen wurde dadurch vor dem aktiven Erwärmen immer passiv erwärmt und mußte aus eigener Stoffwechselleistung nur noch geringere Temperaturdifferenzen zur Homoeothermie hin überwinden (ΔT_b in t_{wa} , $p < 0.05$). Es brauchte für die aktive Erwärmung deshalb weniger Zeit (t_{wa} , $p < 0.02$).

In der Gruppe 2 war die Reihenfolge, in der die Individuen zur Homoeothermie übergingen, zufällig. In den unbeeinflussten Zyklen beendeten aber meistens die Juvenilen die heterotherme Phase vor den Adulten (Friedman-Test, $p < 0.01$) und ein Jungtier war immer das erste homoeotherme Tier in der Gruppe (Binomialtest, $p = 0.016$).

Das aktive Erwärmen war in Gruppe 2 schlechter synchronisiert als in Gruppe 1 (Δt in t_w , $p < 0.01$). Die noch heterothermen Tiere in der Gruppe 2 wurden deshalb durch bereits homoeotherme länger passiv erwärmt als in Gruppe 1 (t_{wp} , $p < 0.01$); im Ausmaß zeigte sich dies aber nicht mehr signifikant (ΔT_b in t_{wp} , $p = 0.058$). Auch in der Dauer und Höhe des aktiven Erwärmens unterschieden sich beide Gruppen nicht (t_{wa} , $p = 0.082$; ΔT_b in t_{wa} , n.s.). Trotzdem schien die längere passive

Erwärmung in der Gruppe 2 die folgende aktive Erwärmung zu beeinflussen, denn die Tiere dieser Gruppe erwärmten sich schneller als die der Gruppe 1 (v in t_{wa} , $p < 0.05$). Dieses Ergebnis verursachten nicht nur die Juvenilen, bei denen schnelleres aktives Erwärmen aufgrund ihrer geringeren Körpergröße nicht überraschte.

In Gruppe 3 zeigte sich wieder das untypische Verhalten des adulten Männchens: Es erwärmte sich immer lange vor den anderen zur Homoeothermie (Binomialtest, $p = 0.002$) weshalb die Gruppe 3 auch deutlich schlechter synchronisiert war als die beiden anderen Gruppen (Δt in t_w , $p < 0.001$). Die noch kalten Tiere in der Gruppe 3 wurden durch schon homoeotherme viel länger und etwa doppelt so stark passiv erwärmt als in den Gruppen 1 und 2 (t_{wp} , $p < 0.001$; ΔT_b in t_{wp} , $p < 0.001$) und mußten sich nur noch über wesentlich kleinere Temperaturbereiche hinweg aktiv erwärmen (ΔT_b in t_{wa} , $p < 0.001$).

3.4. Homoeothermie

Das adulte Männchen der Gruppe 1 blieb nicht nachweisbar länger homoeotherm als das Weibchen, war aber in diesen Zeiten wärmer (T_b in t_h , $p < 0.001$).

In der Gruppe 2 unterschieden sich die beiden Adulten weder in den Zeiten (t_h) die sie homoeotherm waren noch in den Körpertemperaturen (T_b in t_h). Im Vergleich zum Paar der Gruppe 1 hatten sie häufig höhere Körpertemperaturen (T_b in t_h , $p < 0.01$). Die Jungtiere waren durchschnittlich wärmer als ihre Eltern (T_b in t_h , $p = 0.05$).

In der Dauer der Homoeothermie (t_h) unterschieden sich die Adulten der Gruppen 1 und 2 nicht. Die Jungtiere der Gruppe 2 waren zwar kürzer homoeotherm als ihre Eltern (t_h , $p < 0.1$), aber nur gegen die 4 Adulten der Gruppen 1 und 2 getestet zeigte sich die kürzere Homoeothermie

Juveniler signifikant (t_h , $p = 0.02$).

Wie im torpiden, waren auch im homoeothermen Zustand Tiere der Gruppe 3 wärmer als die Mitglieder der beiden anderen Gruppen (T_b in t_h , $p < 0.05$). Da nur das adulte Männchen der Gruppe 3 immer besonders lange homoeotherm geblieben war, unterschied sich diese Gruppe in der Dauer der Homoeothermie nicht nachweisbar von den anderen Gruppen.

Das 1982/83 gehaltene Weibchen hatte etwa gleich lange homoeotherme Phasen wie die Tiere des Versuchs von 1983/84.

4. Bedeutung der relativen Körpertemperatur und Zusammenhänge der Variablen

Im letzten Abschnitt stand im Vordergrund, wie sich einzelne Individuen während des Winterschlafes innerhalb der Gruppen verhielten und wie sich Gruppen mit und ohne Jungtiere unterschieden. Das Männchen der Gruppe 1 verhielt sich in allen Phasen eines Winterschlafzyklus anders als das Weibchen. Die Adulten der Gruppe 2 unterschieden sich untereinander dagegen nicht, sie verhielten sich aber in vieler Hinsicht anders als ihre Jungtiere. In der Gruppe 3 verlief der Winterschlaf in allen Phasen gestört.

Ob ein Tier vor anderen Gruppenmitgliedern auskühlte oder homoeotherm wurde, oder wieviele noch wärmere während der torpiden Phase im Nest waren, beeinflusste offenbar stark die Länge der einzelnen Phasen, sowie die Körpertemperaturen und deren Veränderungen während dieser Phasen. Die Konsequenzen der Körpertemperaturen der restlichen Gruppenmitglieder für ein Individuum gingen aber wegen der kleinen Stichproben aus den Einzelvergleichen nur teilweise hervor.

Es wurden deshalb zunächst die gegenseitigen Beziehungen der Meßgrößen

aller Tiere mittels Spearman-Rangkorrelationen geprüft.

Für bestimmte Variable war entscheidend, wie sich die engste thermische Umgebung eines Tieres in den einzelnen Phasen auswirkte (d.h. an wieviele andere gab es bei engem Körperkontakt Wärme ab, bzw. von wievielen erhielt es Wärme). Mit der Zahl der wärmeren Tiere in der Gruppe (#, siehe Def. S. 94) als unabhängiger und den einzelnen Meßgrößen als abhängigen Variablen, wurden Regressionen gerechnet (mehrere Y-Werte für jeden X-Wert; SOKAL & ROHLF 1981). Die signifikanten Resultate zeigen die Abb. 10, 11, 12. Die Daten der Gruppe 3 wurden wegen des un49pischen Winterschlafverlaufes nur in die Variablen des Auskühlens und Erwärmens miteinbezogen. Die Umgebungstemperaturen waren, bezogen auf die 4 Datensätze (0 = kein wärmeres Tier im Nest, 1 = ein wärmeres Tier im Nest, usw.) in keiner Phase signifikant verschieden.

Je später ein Tier nach dem Ersten im Nest die homoeotherme Phase beendete, desto schneller kühlte es aus ($\#t_c$ vs. v in t_c :

$r_s = -.581$. $N = 55$, $p < 0.001$). Tiere, die vor anderen auskühlten, hatten linear zunehmend, länger reduzierten Stoffwechsel (Abb. 10).

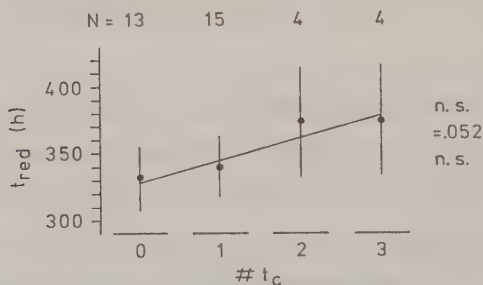


Abb. 10: Zusammenhang zwischen der Zahl der noch homoeothermen Tiere im Nest bei Beginn des Auskühlens ($\#t_c$) und der Dauer der Heterothermie (t_{red}) (Mittelwerte und nach der GT2-Methode errechnete 95%-Vergleichsgrenzen). Am rechten Rand steht untereinander die Signifikanz der ANOVA, der Regression und der Abweichung von Linearität ($y = 328.8 + 16.12x$).

Die Regression war nicht signifikant, vielleicht weil sie wegen ungleicher Varianzen (Bartlett-Test, $p = 0.02$) nicht die geeignete Methode war, die Rangkorrelation zeigte den Zusammenhang aber eindeutig ($\#t_c$ vs. t_{red} : $r_s = .391$, $N = 36$, $p = 0.018$).

In der Torpiditätszeit waren vor anderen auskühlende Tiere die kälteren ($\#t_c$ vs. $\#t_t$: $r_s = .381$, $N = 65$, $p = 0.002$). Je mehr noch wärmere Tiere in dieser Phase im Nest waren, umso länger war ein Tier torpid, wenngleich dieser Effekt relativ gering war (Abb. 11).

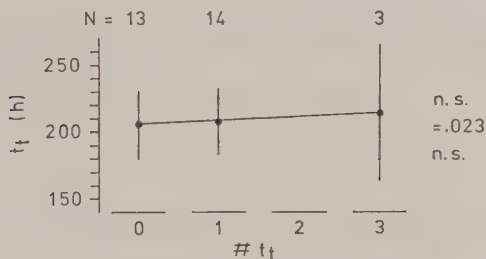


Abb. 11: Zusammenhang zwischen der Zahl der wärmeren Tiere im Nest während der Torpidität ($\#tt$) und deren Dauer (tt) (Mittelwerte und nach der GT2-Methode errechnete 95%-Vergleichsgrenzen). Am rechten Rand steht untereinander die Signifikanz der ANOVA, der Regression und der Abweichung von Linearität ($y = 205.4 + 3.10x$).

Nach wievielen anderen Gruppenmitgliedern ein Tier sich aktiv zur Homoeothermie erwärmte ($\#t_w$), korrelierte weder mit der Zahl der Tiere, die beim letzten Zyklusbeginn erst nach ihm auskühlten ($\#t_c$), noch mit der Zahl der wärmeren Tiere in der dazwischen liegenden Torpiditätsphase ($\#t_t$).

Je länger die passive Erwärmung dauerte, umso stärker war sie (t_{wp} vs. T_b in t_{wp} : $r_s = -.732$, $N = 70$, $p < 0.001$). Auch die Zahl bereits homoeothermer Tiere im Nest spielte eine Rolle.

Da aber kein linearer Zusammenhang vorlag, war die Regression nicht signifikant (Abb. 12a). Das zweite erwärmende Tier wurde schwächer passiv

erwärmt, als die nachfolgenden und das letzte wiederum eher weniger, als das vorletzte. Entweder war schon beim zweiten Tier ein maximales Niveau erreicht, oder das dritte Tier kühlte bereits wieder ab, da früher homoeotherm gewordene mittlerweile auch öfter das Nest verließen (S. 101).

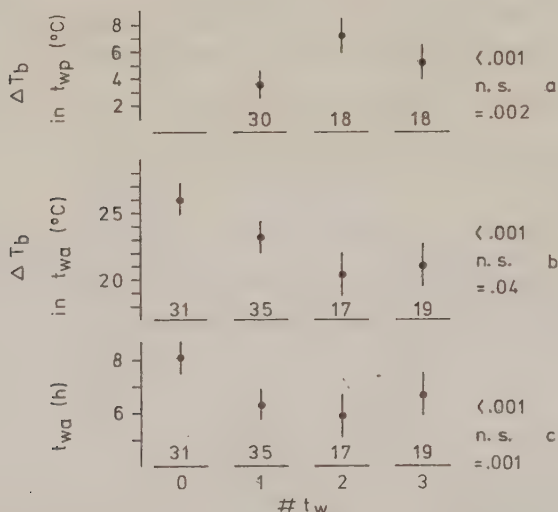


Abb. 12: Zusammenhang zwischen der Zahl der schon homoeothermen Tiere ($\#t_w$) im Nest und der Temperaturerhöhung durch passive (a) bzw. aktive Erwärmung (b), sowie der Dauer der aktiven Erwärmung (c) (Mittelwerte und nach der GT2-Methode errechnete 95%-Vergleichsgrenzen). Am rechten Rand steht untereinander die Signifikanz der ANOVA, der Regression und der Abweichung von Linearität.

Wurde ein Tier nicht, oder nur gering passiv erwärmt, so mußte es eine größere Temperaturdifferenz zur Homoeothermie hin überwinden (ΔT_b in t_{wp} vs. ΔT_b in t_{wa} : $r_s = -0.860$, $N = 67$, $p < 0.001$) und brauchte dazu länger (ΔT_b in t_{wa} vs. t_{wa} : $r_s = -0.553$, $N = 112$, $p < 0.001$).

In den Variablen der aktiven Erwärmung spiegelt sich das Ergebnis der passiven wider: Die Varianzanalysen der nach der Zahl bereits homoeothermer Tiere im Nest gruppierten Daten der Höhe und Dauer der aktiven

Erwärmung (Abb. 12 b, c) ergaben signifikante Unterschiede, doch bestanden keine linearen Zusammenhänge. Das erste erwärmende Tier mußte sich deutlich länger aktiv erwärmen, weil seine Körpertemperatur zu Beginn der Aufwärmperiode noch relativ weit unter dem Niveau der Homoeothermie lag. Aktives Erwärmen wurde auch durch die Umgebungstemperaturen beeinflusst: Je tiefer diese waren, desto schneller erwärmten sich die Tiere (v in t_{wa} vs. T_a in t_{wa} : $r_s = -0.214$, $N = 110$, $p = 0.024$). In kalter Umgebung mußten die Tiere natürlich höhere Temperaturdifferenzen bewältigen (ΔT_b in t_{wa} vs. T_a in t_{wa} : $r_s = 0.337$, $N = 110$, $p < 0.001$), brauchten dazu aber nicht nachweisbar länger (t_{wa} vs. T_a in t_{wa} : $r_s = -0.013$, $N = 110$, n.s.).

Bei niedrigen Umgebungstemperaturen blieben die Tiere kürzer homoeotherm (T_a in t_h vs. t_h : $r_s = 0.253$, $N = 64$, $p = 0.041$); mit anderen Variablen korrelierten Meßgrößen der Homoeothermie nicht.

5. Energiekosten des Winterschlafes

Das 1982/83 untersuchte adulte Weibchen verbrauchte im homoeothermen Zustand bei Umgebungstemperaturen von 9.2°C 0.31 ml O₂ pro g Körpergewicht und Stunde (zwei Messungen ergaben den gleichen Wert). Abb. 13 zeigt den O₂-Verbrauch im torpiden Zustand bei verschiedenen Umgebungstemperaturen.

Zuerst wurde bei durchschnittlich 7°C gemessen, dann die Umgebungstemperatur auf 4.6°C erniedrigt, über 7.0°C, 9.1°C auf 10.8°C erhöht und wiederum auf 7.2°C gesenkt. Die Verbrauchswerte bei etwa 7°C waren fast identisch, d.h. reproduzierbar. Bei niedrigen Umgebungstemperaturen verbrauchte das Tier mehr O₂ als bei höheren; seine Körpertemperatur lag bereits bei 9°C unter dem Sollwert (HELLER & COLLIVER 1974).

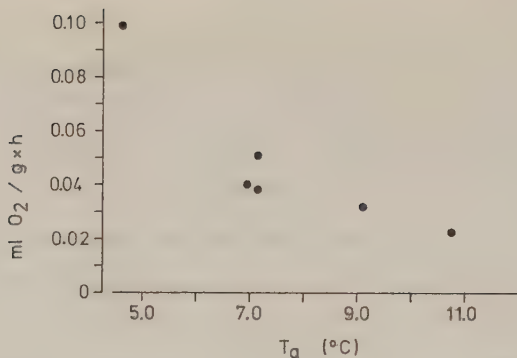


Abb. 13: Der O_2 -Verbrauch pro Gramm Körpergewicht und Stunde des 1982/83 gehaltenen Adulten Weibchens bei verschiedenen Umgebungstemperaturen.

Die Tiere nahmen während des Winterschlafes je nach Gruppenzugehörigkeit an Gewicht ab (H-Test, $p < 0.006$, Tab. 3). Verglichen wurden wegen der ungleichen Winterschlafzeiten die prozentualen Verluste pro Tag.

Die Tiere der Gruppe 1 schienen mehr abgenommen zu haben als die der Gruppe 2 ($p = 0.067$, Mann-Whitney U-Test), aber weniger als die der Gruppe 3 ($p = 0.067$, Mann-Whitney U-Test). Die Gewichtsverluste in Gruppe 3 waren signifikant höher als in Gruppe 2 ($p = 0.014$, Mann-Whitney U-Test).

Die prozentualen Gewichtsverluste der Jungtiere waren in keiner Gruppe höher als die der Adulten, obwohl dies aufgrund der relativ höheren Wärmeverluste kleiner Körper zu erwarten gewesen wäre. Das bis 8.2.84 alleine gehaltene Jungtier hatte nicht mehr abgenommen als seine Geschwister. Auffallend war die sehr hohe Gewichtsabnahme des adulten Männchens der Gruppe 3. Das 1982/1983 gehaltene Weibchen nahm etwa so viel ab wie die 1983/84 untersuchten Tiere.

	Tier	Datum	Gewicht (g)	% Verlust	% Verlust / Tag
Gruppe 1	ad ♂	12.10.83 28. 3.84	5200 3850	26.0	0.154
	ad ♀	" "	4700 3350	28.7	0.171
Gruppe 2	ad ♂	" "	5100 3850	24.5	0.146
	ad ♀	" "	4350 3250	25.3	0.151
	juv ♂	" "	2200 1700	22.7	0.135
	juv ♀	" "	2200 1650	25.0	0.149
	juv ♀	" 8. 2.84	1900 1450	23.7	0.141
Gruppe 3	ad ♂	" "	4300 2300	46.5	0.391
	2j ♂	" "	4200 3200	23.8	0.200
	juv ♀	" "	2400 1750	27.1	0.228
	juv ♀	" "	2600 1950	25.0	0.210
	ad ♀	7.10.82 29. 3.83	4000 3020	24.5	0.141

Tab. 3: Die Gewichtsdaten und relative Gewichtsverluste der Tiere während der Versuche 1983/84 und 1982/83. Das dritte Jungtier der Gruppe 2 (letzte Zeile dieser Gruppe) wurde bis 9.2.84 alleine gehalten. Auswertung und Vergleiche siehe Text.

Diskussion

Um ein möglichst ungestörtes Bild des Winterschlafes, und insbesondere seiner sozialer Komponenten, bei Alpenmurmeltieren zu erhalten, wurden in diesem Experiment die natürlichen Überwinterungsbedingungen simuliert. Die etwa gleich langen homoeothermen und heterothermen Phasen der Gruppen 1 und 2 und des 1982/83 untersuchten adulten Weibchens (S. 107, 109) weisen auf normal verlaufenen Winterschlaf hin. Auch die ungefähr gleiche Dauer des Winterschlafes im Labor und Freiland (Kap. II) spricht dafür. Die kürzeren heterothermen und längeren homoeothermen Phasen des adulten Männchens der Gruppe 3, die den Winterschlaf der ganzen Gruppe störten, sind bekannte Streßphänomene (WIT & TWENTE 1983a). Seine Notaufwärmreaktionen und die höhere Körpertemperatur der Tiere der Gruppe 3 im homoeo- und heterothermen Zustand waren vermutlich auch streßverursacht. Das Fehlen des adulten Weibchens wird besonders das adulte Männchen, zusätzlich zur experimentellen Situation, so beunruhigt haben, daß es nicht normal winterschlief. Von dieser Gruppe waren daher nur die in erster Linie physikalischen Daten des Auskühlens und Erwärmens verwendbar. Welche Rolle mit Eltern und Jungtieren überwinternde ältere Tiere spielen, sollte eigentlich Gruppe 3 zeigen. Dies gelang nur andeutungsweise. Das zweijährige Männchen verhielt sich mehr wie ein adultes, als ein juveniles Tier (S. 105, 106).

Mit Notaufwärmen reagierten auf tiefere Umgebungstemperaturen nur einzelne Tiere (Abb. 3, Zyklus 6, die Juvenilen; Abb. 4, Zyklen 3, 4 das adulte Männchen). Zu einem anderen Zeitpunkt löste die gleiche Umgebungstemperatur bei gleichen Individuen kein Notaufwärmen aus (Abb. 3: vgl. Zyklen 3, 7 mit 6 (Juvenile)). Vielleicht ist dies auf die bekannte, in ihrer Ursache noch ungeklärte Variabilität der Schwelle (T_{alarm})

zurückzuführen (HELLER & HAMMEL 1972, LYMAN & O'BRIEN 1972). Vermutlich spielt eine Rolle, wann in einem Winterschlafzyklus die Umgebungstemperatur und damit die Körpertemperatur absinkt (MORRISON & GALSTER 1975) und wie stark ein Tier durch die experimentelle Situation beeinträchtigt wurde. Von den Adulten zeigte nur das Männchen der Gruppe 3 Notaufwärmreaktionen (vgl. Abb. 2, 3, 4).

In ähnlicher Weise scheint das Kontaktverhalten während des Winterschlafes weniger von der Höhe der Umgebungstemperatur als von deren Veränderung und dem Zeitpunkt der Veränderung (früh oder spät im Winter, S. 99) bestimmt zu werden. Ein Einfluß des am 9.2. dazugesetzten Jungtieres auf das Kontaktverhalten läßt sich allerdings nicht ausschließen.

Um nicht zu viele Notaufwärmreaktionen zu provozieren, war es in der Klimakammer durchschnittlich wärmer ($\bar{x} = 6.3^{\circ}\text{C}$) als die Erde um einen Winterschlafbau im Freiland ist (ca. 4.6°C , ARNOLD unveröffentlichte Daten). Deshalb, und wohl auch weil Nestkammer und Nest im Versuch trockener als in einem Erdbau waren, verloren alle Tiere während des Winterschlafes kaum unterschiedlich und weniger Gewicht als im natürlichen Lebensraum (vgl. Tab. 3 und Kap. II). Nur das adulte Männchen der Gruppe 3 bildete eine Ausnahme: Da es insgesamt sehr lange homoeotherm war, verlor es am meisten Gewicht (Tab. 3). Die höheren Gewichtsverluste der Tiere der Gruppe 3 (S. 114) reflektieren ihre insgesamt längere Homoeothermie (vgl. Abb. 2, 3, 4) und ihre höheren Körpertemperaturen im homoeo- und heterothermen Zustand (S. 16, 18). Erstaunlicherweise nahm das bis 9.2. alleine gehaltene Jungtier nicht mehr ab, als die Juvenilen in den Gruppen (Tab. 3). Es befand sich aber bis zu diesem Zeitpunkt in einer anderen Klimakammer in wärmerer Umgebung. Außerdem stand ihm wesentlich mehr Nistmaterial zur Verfügung, in das es sich stets tief vergraben hatte.

1. Nutzen und Kosten der Winterschlafgruppe

1.1. Homoeothermie

Die Tiere waren während der homoeothermen Zustände, in denen die Umgebungstemperaturen weit unterhalb der thermoneutralen Zone lagen, immer eng zusammen und tief im Nest. Die Energieersparnis durch gegenseitigen Körperkontakt ist, wie für viele Säuger gezeigt wurde, enorm und umso größer, je kälter die Umgebung ist und je mehr Tiere zusammenliegen (SEALANDER 1952, PEARSON 1960, WIEGERT 1961, GORECKI 1968, TROJAN & WOJCIECHOWSKA 1968, GEBZYNSKI 1969, GEBZYNSKA 1970, HANSSON & GORDZINSKI 1970, FEDYK 1971, GEBZYNSKA & GEBZYNSKI 1971, GLASER & LUSTIK 1975, PUNZO 1975, TRUNE & SLOBODCHIKOFF 1979). Die höheren Körpertemperaturen der Gruppe 2 gegenüber 1 im homoeothermen Zustand (S. 108) könnten eine Folge geringerer Wärmeverluste durch die größere Zahl der Individuen sein. Möglicherweise synchronisieren die Tiere einer Gruppe ihre homoeothermen Phasen über die, gegen Ende der torpiden Phase wieder zunehmende Empfänglichkeit für Außenreize, die MORRISON & GALSTER (1975) beschrieben. Soweit bisher bekannt, nehmen Murmeltiere und Siebenschläfer unter den Winterschläfern eine Sonderstellung ein, da sie sinkende Umgebungstemperaturen, die zu Notaufwärmen führen, auch peripher wahrnehmen (MILLS & SOUTH 1972; LYMAN & O'BRIEN 1975, PIVORUN 1977). Wenn Murmeltiere alle thermischen Stimuli im torpiden Zustand peripher wahrnehmen, wären sie auch an die soziale Überwinterung angepaßt. Torpide Tiere könnten so feststellen, ob in engem Körperkontakt liegende Gruppenmitglieder noch hetero- oder schon homoeotherm sind.

Kosten entstehen durch die synchronisierten Zyklen den Gruppenmitglieder, die öfter homoeotherm sind als sie eigentlich sein müßten, weil andere Gruppenmitglieder sie dazu veranlassen. Die höheren Gewichtsverluste der

Gruppe 3 (S. 114), gegenüber 2, verursacht durch das adulte Männchen, weisen darauf hin.

Selbst aufzuwärmen, weil die anderen homoeotherm sind, ist aber nicht unausweichlich, wie in Abb. 3 zu sehen ist. Im Zyklus 9 verblieb das adulte Männchen und im Zyklus 10 das juvenile Männchen in der Torpidität, obwohl die anderen Familienmitglieder homoeotherm waren.

1.2. Auskühlen und Torpidität

Anders sind die Verhältnisse im torpiden Zustand: In wärmerer Umgebung, in der noch nicht wieder thermoreguliert werden muß (Abb. 13), sollten die Tiere versuchen ihre Körperwärme so gut wie möglich loszuwerden, um minimalen Stoffwechsel zu erreichen. Bei relativ hohen Umgebungstemperaturen zu Beginn des Auskühlens lagen die Tiere der Gruppe 2 bevorzugt alleine, außerhalb des Nestes und nicht in der, den Wärmeverlust reduzierenden, eingerollten Körperhaltung. Dadurch kühlten sie schneller aus und kamen mit ihren Körpertemperaturen dichter an die Umgebungstemperatur heran (Abb. 7).

Mit tieferen Umgebungstemperaturen stieg der Energieverbrauch eines alleine liegenden Tieres im torpiden Zustand aber wieder (Abb. 13) und Tiere in Gruppen thermoregulierten dann auch sozial. In beiden Versuchen, die die Tiere der Gruppe 2 Körperkontakt vermeiden ließen, suchten die Adulten diesen wieder, wenn die Umgebung kälter wurde, selbst um den Preis eines zusätzlichen Erwärmens (S. 99; Abb. 3: Zyklus 8,9). Aus den Umgebungstemperaturen, die zu erhöhtem Stoffwechsel führten (Abb. 13), läßt sich aber nicht direkt ableiten, wann die Tiere eng zusammen oder auseinander liegen sollten. denn wegen der unterschiedlichen Versuchsbedingungen waren die Wärmeübergänge nicht gleich.

Das Paar der Gruppe 1 kam wohl nie in die Situation, in der enger Körperkontakt nachteilig wird. Das Verhalten der Gruppe 3 ist in diesem

Punkt wegen des untypischen Winterschlafes nicht interpretierbar.

Die durchschnittlich wesentlich kältere Umgebung eines natürlichen Winterschlafbaues führt wohl selten oder nie zu Situationen, in denen Alleine-Liegen während der Heterothermie lohnen würde. Trotzdem reagierten die Tiere der Gruppe 2 auf höhere Umgebungstemperaturen im Versuch "richtig". Im Freiland dürfte enger Körperkontakt sogar noch mehr Gewinn bringen, als im Versuch zutage trat. In besonders kalter Umgebung werden durch langsames Auskühlen (Abb. 7, S. 103) und höherer Abstand der Körpertemperatur zur Umgebungstemperatur in der Torpidität (S. 103, Abb. 9) die hohen Kosten von Notaufwärmreaktionen öfter zu vermeiden sein.

1.3. Aufwärmen

Nachfolgende Tiere wurden durch bereits homoeotherme passiv erwärmt und mußten sich daher nur noch über geringere Temperaturdifferenzen aktiv erwärmen (Abb. 12, S. 107). Selbst Tiere, die in der torpiden Phase alleine lagen, wurden manchmal passiv erwärmt, wenn auch nicht so stark (Abb. 8, S. 103). Vermutlich war deshalb die Koordination des Erwärmens nicht schlechter (Abb. 6).

Der Synchronisation der Winterschlafzyklen könnte entgegenwirken, daß Individuen umso stärker passiv erwärmt wurden, je später sie dem Ersten in der aktiven Erwärmung folgten (S. 111). Zu langes Warten brachte allerdings wieder weniger passive Erwärmung, da bereits Homoeotherme das Nest gelegentlich verließen (Abb. 12a). Sich lange passiv erwärmen zu lassen, aber selbst nicht homoeotherm zu werden, nützt einem Tier wahrscheinlich weniger, als es die daraus folgende Desynchronisation der Zyklen kostet. Je schlechter die Synchronisation, desto länger muß ein Tier allein in kalter Umgebung homoeotherm sein. Außerdem kann die Körpertemperatur nicht in den Bereich minimalen Stoffwechsels sinken,

solange noch andere im Nest homoeotherm sind (Abb. 5).

1.4. Gruppengrößeneffekte

Die Vorteile des gemeinsamen Überwinterns sind in größeren Gruppen ausgeprägter (Kap. I). Die Tiere der Gruppe 2 wurden länger passiv erwärmt (S. 107) und schienen weniger abgenommen zu haben als das Paar der Gruppe 1 (Tab. 3, S. 114). Vielleicht waren die Gewichtsverluste nicht deutlicher verschieden, weil in Gruppe 2 Jungtiere waren, die älteren Gruppenmitgliedern auch Kosten verursachen (Kap. I, II).

Es ist zu erwarten, daß je nach Alterszusammensetzung der Winterschlafgemeinschaft eine optimale Gruppengröße existiert: Einerseits bringen zusätzliche Tiere, vor allem wenn älter, thermoregulatorische Vorteile, andererseits wird die Koordination der Zyklen vermutlich ungenauer. In Gruppe 2 waren die Zyklusanfänge und die Übergänge zur Homoeothermie schlechter koordiniert als in Gruppe 1; ersteres wegen der Juvenilen (S. 105, 107). Außerdem nimmt in größeren Gruppen, vor allem wenn viele Jungtiere dabei sind, trotz besserer Überlebenschancen (Kap. I) die Wahrscheinlichkeit, daß ein Tier stirbt wieder zu. Derartige Ereignisse stören wahrscheinlich den Winterschlaf erheblich und könnten zu Streßphänomenen führen, wie sie bei Familie 3 zu sehen waren. Diese Vermutung unterstützen Freilanddaten: Ein großer Anteil der Todesfälle während des Winters ist auf komplett aussterbende Familiengruppen zurückzuführen (Kap. I).

Im natürlichen Lebensraum wird sich die optimale Größe der winterschlafenden Gruppe auch noch nach anderen Faktoren wie Nestkammergröße und Bauqualität einstellen. Die Bereitschaft eines Individuums Nachteile hinzunehmen, wird zudem durch die Verwandtschaftsverhältnisse in der Gruppe beeinflusst sein (vgl. Kap. I). Raubfeinde spielen im Winter keine Rolle, da die Zugänge zu den

Winterschlafbauen dicht verschlossen und unter einer dicken Schneedecke verborgen sind.

2. Individuelles thermoregulatorisches Verhalten und dessen Auswirkungen

Die bisher diskutierten Vor- und Nachteile sozialen Winterschlafes entstehen hauptsächlich aus der Aggregation der Individuen. Solange die Reihenfolge des Auskühlens, Erwärmens und die relative Körpertemperatur der Individuen im torpiden Zustand in der Gruppe zufällig ist, betreffen sie alle gleichermaßen. Die Bedeutung der Alterszusammensetzung einer Gruppe wurde aber bereits angedeutet. Die im natürlichen Lebensraum gefundenen Gewichtsverluste im Winter (Kap. II), reflektieren individuell verschiedenes Thermoregulationsverhalten je nach Alter und Geschlecht, bzw. Gruppenzusammensetzung. Daraus resultierten unterschiedliche Nutzen und Kosten.

Diese differenziellen Gewichtsverluste konnte dieser Versuch zwar nicht reproduzieren, wohl aber individuelle Verhaltensweisen, die sehr wahrscheinlich dazu führen.

In Gruppe 1 kühlte das Weibchen schneller aus als das Männchen (S. 104). Im torpiden Zustand war das Männchen aber immer wärmer als das Weibchen (S. 105) und die wärmeren Tiere im Nest waren etwas kürzer torpid (Abb. 11). Das Männchen wurde in allen Zyklen vor dem Weibchen homoeotherm und erwärmte es. Das Weibchen mußte deshalb aktiv nur noch kleinere Temperaturdifferenzen zur Homoeothermie hin überwinden. Die Zeiten mit höchsten Energieverbrauch waren für das Weibchen daher kürzer (S. 107). Das Männchen war auch im homoeothermen Zustand wärmer, d.h. das Weibchen konnte mit geringerer Stoffwechselleistung seine Körpertemperatur gegen die Umgebungstemperatur hoch halten (S. 108).

In den Freilanddaten deutet sich das Ergebnis dieser thermoregulatorischen

Unterstützung des Weibchens durch das Männchen an: Je mehr das Männchen an Gewicht verliert, desto weniger nimmt das Weibchen ab (Kap. II). Eine solche Investition des Männchens wäre adaptiv, denn ein Weibchen wird im nächsten Frühjahr umso wahrscheinlicher Junge werfen und umso mehr, je weniger Gewicht es im Winter verlor (Kap. II). Andererseits sollte sich das Männchen auch nicht zu sehr verausgaben, denn höhere Reproduktionschancen seines Weibchens erhöhen nicht seine eigenen, wenn es dieses in der Paarungszeit nicht mehr erfolgreich gegen Rivalen verteidigen kann (Kap. I).

Möglicherweise ist dies der Grund, warum sich das adulte Männchen der Gruppe 2 anders verhielt, als das der Gruppe 1. Mütter verausgaben sich durch die Fortpflanzung und haben darum geringere Fortpflanzungschancen im folgenden Jahr (Kap. II). Für Väter könnte es deshalb vorteilhafter sein, mehr auf die eigene Kondition im Frühjahr zu setzen, als auf die Unterstützung seines Weibchens im Winter, um die Kopulationschancen mit Weibchen aus benachbarten Territorien zu erhöhen (Kap. II). Vielleicht ist deshalb zwischen den adulten Tieren der Gruppe 2 in den verschiedenen Phasen der Winterschlafzyklen bezüglich der diversen Meßgrößen kaum ein Unterschied zu finden (Ergebnisse, 3.1.).

2.1. Brutpflege im Winter

Die Juvenilen der Gruppe 2 kühlten meistens vor ihren Eltern aus (S. 104, 105). Wohl wegen der kleinen Stichprobe ging aus dem direkten Vergleich der Jungen mit den Eltern aber nicht hervor, ob sie auch langsamer auskühlten (vgl. S. 110, Abb. 10). Im natürlichen Lebensraum könnten später auskühlende Eltern für Jungtiere vorteilhaft sein. In sehr kalter Umgebung werden letztere nicht so schnell in Körpertemperaturbereiche geraten, die Thermoregulation oder Notaufwärmen

erfordern (vgl. Auskühlverläufe in Abb. 5).

Während der Torpiditätszeiten hatten die Jungtiere bis auf einen Zyklus immer einen wärmeren Adulten im Nest (S. 105). Dessen Körpertemperatur war signifikant höher als die der restlichen Familienmitglieder und wesentlich höher als die alleine liegender Tiere, gleichgültig ob adult oder juvenil (Abb. 9). Ein adultes Tier wärmte offenbar die anderen im Nest so, daß auch deren Körpertemperatur höher über der Umgebungstemperatur war als die alleine liegender Tiere (Abb. 9). Besonders in kalter Umgebung dürften die individuellen Thermoregulationskosten der kälteren Tiere auf Kosten des wärmeren gesenkt und Notaufwärmen wahrscheinlicher vermieden werden. Weitere Kosten entstehen relativ warmen Tieren, da sie offenbar nicht solange torpid bleiben können (Abb. 11).

Wegen ihrer geringen Körpergröße werden Jungtiere tiefen Umgebungstemperaturen nicht so standhalten können wie Adulte. Die einzige Notaufwärmreaktion, die in den Gruppen 1 und 2 auftrat, ging von den Juvenilen im Zyklus 6 aus (Abb. 3). Nur in diesem Zyklus sank die Umgebungstemperatur auf 4.5°C , und war nur ein Adulter mit den Juvenilen im Nest. Kältebedingte Unterbrechungen des Winterschlafes werden im natürlichen Lebensraum relativ häufig sein, besonders in der ersten Winterhälfte, wenn wenig Schnee liegt. Mit Jungtieren im Bau treten solche Unterbrechungen wahrscheinlich häufiger auf und tragen zu den Kosten, die Jungtiere verursachen, bei (Kap. II).

Kein Tier der Gruppe 2 beendete die Torpidität bevorzugt als Erstes, lediglich in den unbeeinflussten Zyklen erwärmten sich die Jungtiere häufiger vor den Adulten aktiv und immer ein Juveniler als Erster (S. 107). In der Aufwärmphase kamen den Jungtieren die Vorteile, die nachfolgende Tiere haben (Abb. 12) daher nicht häufiger zugute. Die

Reihenfolge des Erwärmens in Gruppe 2 in den unbeeinflussten Zyklen deutet an, daß Juvenile weniger lang heterotherm bleiben können als Adulte (S. 107). Falls dies zutrifft, würden die Eltern ihre Heterothermie wegen der Jungtiere verkürzen, denn sie folgten den Juvenilen im aktiven Erwärmen (außer im Zyklus 9 das adulte Männchen, Abb. 3) immer, wenn diese vor ihnen aufwärmten. Allerdings unterschieden sich die Adulten der Gruppen 1 und 2 in der Dauer der heterothermen Phasen nicht signifikant.

Im homoeothermen Zustand verbrauchen Winterschläfer die meiste Energie (S. 87, 113). Der europäische Ziesel z.B. produziert nur 10% der gesamten während des Winterschlafes erzeugten Wärme im heterothermen Zustand, in dem diese Art aber 93% der Winterschlafzeit verbringt (KAYSER 1953). Länger homoeotherm zu bleiben, ist ein Merkmal der Adulten (S. 108). Die Jungtiere waren deshalb kaum ohne die wärmenden Eltern homoeotherm. Die im Winter fortgesetzte Brutpflege der Mutter ist eine echte elterliche Investition (TRIVERS 1972), denn sie mindert ihre zukünftige Fertilität. Jungtiere profitieren davon, denn weder in diesem Versuch noch im Freiland hatten sie höhere Gewichtsverluste als adulte Tiere, obwohl dies aufgrund ihrer geringeren Körpergröße eigentlich zu erwarten gewesen wäre (Tab. 3, Kap. II).

Zusammenfassend läßt sich aus dem Versuch sagen, daß die im Freiland gefundenen Kosten, die mitüberwinternde Junge verursachen sowohl in den heterothermen, als auch in den homoeothermen Phasen entstehen. Die sehr kalte Umgebung in natürlichen Winterschlafbauten (S. 117) fordert von adulten Tieren etwa dreimal soviel Stoffwechselleistung als minimal möglich (Abb. 13); um wieviel höher muß der Energieverbrauch sein, wenn ein Tier auch noch andere mitwärmt (Abb. 9)? Diese Frage nach dem tatsächlichen energetischen Aufwand, den Eltern für ihre Jungen, bzw.

Männchen für ihr Weibchen, in den Torpiditätszeiten treiben, können nur weitere Untersuchungen beantworten.

Juvenile haben wegen ihrer geringerer Fettreserven viel weniger Chancen als Ältere, den Winter zu überleben (Kap. I, ANDERSON et al. 1976, ARMITAGE et al. 1976). Tote Tiere im Bau gefährden aber auch die Eltern, denn Wintermortalität kam im Freiland unter adulten Tieren nur vor, wenn die ganze Familie ausgestorben war (Kap. I).

Zusätzlich zu den Eltern mitüberwinternde, ältere Tiere erhöhen die Überlebenschancen der Jungen. Darin ist sicher eine Funktion des neben der Monogamie wesentlichen Merkmals der sozialen Organisation der Alpenmurmeltiere zu sehen: Jungtiere verbleiben immer bis nach ihrem zweiten Winter, über die Geschlechtsreife hinaus, meistens aber noch länger in der Familie, mit der sie ihren ersten Winter verbracht hatten. Alle Gruppenmitglieder verlieren während des Winterschlafes mehr Gewicht, wenn Junge des Jahres mit überwintern (Kap. II). Trotz dieser Nachteile dürfte der soziale Winterschlaf für ältere Jungtiere immer noch vorteilhaft sein. Die Kosten, die junge Geschwister verursachen, spielen eine geringere Rolle, da sie in den meisten Fällen Vollgeschwister der älteren Jungtiere sind (Kap. I). Letztere haben außerdem einen indirekten Fitneßgewinn durch die höheren Fortpflanzungschancen ihrer Mutter, wenn sie diese bei der Brutfürsorge für die jungen Geschwister im Winter unterstützen. Zudem bietet ihnen die elterliche Familie einen geeigneten Winterschlafbau.

Zusammenfassung

Die Ökosozioologie von Alpenmurmeltieren wurde von 1982-1985 im Nationalpark Berchtesgaden untersucht. Alle Tiere des Hauptuntersuchungsgebietes, einer waldfreien Fläche von 103.8 ha, waren individuell markiert.

Alpenmurmeltiere leben ansässig und sozial, oder wandernd und solitär. Die grundlegende soziale Einheit ist ein territoriales Paar, das alleine, oder zusammen mit Jungtieren verschiedener Jahrgänge ein etwa 2.5 ha großes Gebiet bewohnt. Territoriale Tiere leben in Paaren, weil jeder Paarpartner das gemeinsame Wohngebiet gegen gleichgeschlechtliche Rivalen verteidigt. Familiengruppen überwintern 6 Monate lang gemeinsam in einem Bau.

Jungtiere verbleiben meistens, über die Geschlechtsreife nach der zweiten Überwinterung hinaus, ein weiteres Jahr, manchmal noch länger in der Geburtsfamilie. Zweijährige wandern bevorzugt aus großen Familien ab. Das Körpergewicht beeinflußt höchstens untergeordnet, mit welchem Alter ein Jungtier abwandert.

Abgewanderte und vertriebene territoriale Tiere bilden den wandernden Teil der Population. Sie haben nur geringe Chancen, ein eigenes Territorium zu finden; ihre Mortalität ist vermutlich hoch.

Unter den Weibchen pflanzen sich nur territoriale fort. Männchen haben auch ohne Territoriumsbesitz schon Fortpflanzungschancen, vermutlich aber nur geringe. Wenn sich Paare neu bilden, oder ein Partner wechselte, dann ist der Fortpflanzungserfolg in diesem Jahr deutlich reduziert.

Das Geschlechterverhältnis der entwöhnten Jungtiere ist zu den Männchen hin verschoben. Vermutlich ist dies auf die höhere intrasexuelle Konkurrenz der adulten Weibchen zurückzuführen.

Alpenmurmeltiere sterben hauptsächlich im Winter. Höchste Mortalität haben

Junge während ihrer ersten Überwinterung.

Während des Winterschlafes leben die Tiere ausschließlich von den im Sommer angesammelten Körperfettreserven. Die Gewichtszunahme in der aktiven Saison beschreibt am besten eine Gompertz-Wachstumskurve. Aus individuellen Wachstumskurven wurden Gewichte der Tiere zum Ende eines Winterschlafes und zum Beginn des nächsten extrapoliert und daraus die Gewichtszunahme im Sommer und die Gewichtsabnahme im Winter errechnet. Die Tiere nehmen im Sommer umso weniger zu, je länger die Vegetationsperiode ist. Diese ist lang in Gebieten mit intensiver Sonneneinstrahlung; dort lebende Tiere haben wegen der Wärmebelastung weniger Zeit zum Fressen. Die Gewichtsabnahme während des Winters ist umso höher, je länger die Tiere winterschlafen. Die Differenz der Frühjahrsgewichte zweier aufeinanderfolgender Jahre wird mehr durch die Gewichtsabnahme im Winter als durch die Gewichtszunahme im Sommer bestimmt.

Weibchen pflanzen sich umso erfolgreicher fort, je weniger sie im Winter abnahmen. Wieviel sie im vorangegangenen Sommer zugenommen hatten, spielte dagegen keine Rolle. Sich fortpflanzende Weibchen nehmen im Sommer schlechter zu. Mütter investieren über den Entwöhnungszeitpunkt hinaus in ihre Jungen, denn je mehr Junge mit ihnen überwintern, desto mehr Gewicht verlieren sie. Die Fortpflanzung erschöpft Weibchen von Jahr zu Jahr mehr. Sie müssen deshalb spätestens nach drei Jahren mindestens ein Jahr pausieren, um wieder Körperfettreserven anzusammeln.

Ältere Nachkommen helfen Müttern bei der Brutpflege im Winter. Sie nehmen mehr ab, wenn Jungtiere mit im Winterbau sind. Der Nutzen, den Helfer der Winterschlafgemeinschaft bringen, zeigt sich in der Mortalität: Junge und territoriale Adulte überleben den Winter wahrscheinlicher in Gruppen mit Helfern.

Worin die Vorteile des sozialen Winterschlafes bestehen und warum ältere Gruppenmitglieder wegen der Jungen mehr abnehmen, wurde im Labor untersucht. Die Körpertemperaturen von 10, in 3 Gruppen winterschlafenden Tieren wurden von Oktober 1983 - März 1984 kontinuierlich registriert. Winterschlafende Murmeltiere wechseln regelmäßig von längeren Phasen der Heterothermie zu kürzeren homoeothermen Phasen und umgekehrt (=kurze Winterschlafzyklen). In jeder Gruppe synchronisierten die Tiere ihre Winterschlafzyklen. Sie lagen im homoeothermen Zustand immer eng aneinander, im heterothermen Zustand, bis auf wenige Ausnahmen bei hoher Umgebungstemperatur ebenfalls. Vermutlich haben durch diese soziale Thermoregulation alle Gruppenmitglieder geringeren Energieverbrauch, besonders in homoeothermen Phasen. Jungtiere werden im torpiden Zustand von den Eltern gewärmt. Wahrscheinlich verursachen Jungtiere weitere Kosten, weil sie wegen tiefer Umgebungstemperaturen, wie sie in natürlichen Bauen üblich sind, öfter notaufwärmen und andere Gruppenmitglieder dann auch homoeotherm werden.

Die wesentlichen Merkmale des sozialen Lebens der Alpenmurmeltiere, Paarleben und späte Abwanderung der Nachkommen, müssen als Anpassung an die harten Winter ihres alpinen Lebensraumes aufgefaßt werden. Der wichtigste Selektionsdruck für die Evolution individuellen Sozialverhaltens war bei ihnen wahrscheinlich die Notwendigkeit gemeinsamer Überwinterung und sozialer Thermoregulation. Vermutlich erklärt dieser Selektionsdruck auch die Variabilität der sozialen Organisation in der Gattung **Marmota**.

Literaturverzeichnis

- ANDERSEN, D.C. ARMITAGE, K.B. & R.S. HOFFMAN (1976): Socioecology of marmots: female reproductive strategies. *Ecology* 57, 552-560
- ALEXANDER, R.D. (1974): The evolution of social behavior. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5, 325-383
- ARMITAGE, K.B. (1962): Social behaviour of a colony of the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*). *Anim. Behav.* 10, 319-331
- ARMITAGE, K.B. (1965): Vernal behaviour of the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*). *Anim. Behav.* 13, 59-61
- ARMITAGE, K.B. (1977): Social variety in the yellow-bellied marmot: A population behavioral system. *Anim. Behav.* 25, 585-593
- ARMITAGE, K.B. & E. SHULENBERGER (1972): Evidence for a circannual metabolic cycle in *Citellus tridecemlineatus*, a hibernator. *Comp. Biochem. Physiol. A* 42, 667-688
- ARMITAGE, K.B. & J.F. DOWNHOWER (1974): Demography of yellow-bellied marmot populations. *Ecology* 55, 1233-1245
- ARMITAGE, K.B., J.F. DOWNHOWER & G.E. SVENDSEN (1976): Seasonal changes in weights of marmots. *Am. Midl. Nat.* 96, 36-51
- ARMITAGE, K.B., D. JOHNS & D.C. ANDERSON (1979): Cannibalism among yellow-bellied marmots. *J. Mammal.* 60, 205-207
- ARMITAGE, K.B. & D.W. JOHNS (1982): Kinship, reproductive strategies and social dynamics of yellow-bellied marmots. *Behav. Ecol.* 11, 55-63
- BALFOUR, D. (1983): Infanticide in the columbian ground-squirrel, *Spermophilus columbianus*. *Anim. Behav.* 31, 949-950
- BAILEY, E.D. & D.E. DAVIS (1965): The utilization of body fat during hibernation in woodchucks. *Can. J. Zool.* 43, 701-707
- BARASH, D.P. (1973a): Social variety in the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*). *Anim. Behav.* 21, 579-584
- BARASH, D.P. (1973b): The social biology of the Olympic marmot. *Anim. Behav. Monogr.* 6, 171-249
- BARASH, D.P. (1974a): The social behavior of the hoary marmot (*Marmota caligata*). *Anim. Behav.* 22, 256-261
- BARASH, D.P. (1974b): The evolution of marmot societies: A general theory. *Science* 185, 415-420
- BARASH, D.P. (1976): Social behavior and individual differences in free-living alpine marmots (*Marmota marmota*). *Anim. Behav.* 24, 27-35
- BARASH, D.P. (1981): Mate guarding and gallivanting by male hoary marmots (*Marmota caligata*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 9, 187-193

- BARNES, B.M. (1984): Influence of energy stores on activation of reproductive function in male golden-mantled ground squirrels. *J.Comp.Physiol. B* 154, 421-425
- BENEDICT, F.G. & R.C.LEE (1938): Hibernation and marmot physiology. *Carnegie Inst.Wash.publ.* 497
- BENGTSOON, B.O. (1977): Evolution of sex-ratio in the wood lemming. In: *Measuring selection in natural populations*, T.Fenchel & F.Christiansen (eds.), Springer Verlag, Berlin
- BIBIKOW, D.I. (1968): *Die Murmeltiere. Die neue Brehm Bücherei*, Ziemsen, Stuttgart 1968
- BOPP, P. (1954): Zur Topographie der Murmeltierterritorien. *Rev.Suisse Zool.* 61, 374-380
- BOPP, P. (1955): Kolonialterritorien bei Murmeltieren. *Rev.Suisse Zool.* 62, 295-299
- BOPP, P. (1956): Zur Topographie eines Kolonialterritorioms bei Murmeltieren. *Rev.Suisse Zool.* 63, 255-261
- BOPP, P. (1958): Fluchtdistanzen und territoriales Verhalten beim Murmeltier. *Mitt.Nat.Schaffhausen* 26, 224-229
- BOPP, P. (1964): Neuere Untersuchungen über die Wohnräume und das Verhalten der Alpenmurmeltiere, *Marmota m. marmota* (Linne. 1758). *Säugetierkundliche Mitteil.* 14, 118-122
- BRODY, A.K. & J.MELCHER (1985): Infanticide in yellow-bellied marmots. *Anim.Behav.* 33, 673-674
- BRONSON, F.H. (1964): Agonistic behavior in woodchucks. *Anim.Behav.* 12, 470-478
- BRUCE, H.M. (1959): An exteroceptive block to pregnancy in the mouse. *Nature* 184, 105-106
- BULMER, M.G. & P.D.TAYLOR (1980): Dispersal and the sex ratio. *Nature* 284, 448-449
- CHARNOV, E.L. (1982): *The theory of sex allocation*. Princeton Univ.Press, Princeton, New Jersey
- CLARK, A.B. (1978): Sex-ratio and local resource competition in a prosimian primate. *Science* 201, 163-165
- CLUTTON-BROCK, T.H. & S.D.ALBON (1982): Parental investment in male and female offspring in mammals. In: *Current problems in sociobiology*, King's College Sociobiology Group Cambridge (ed.), Cambridge Univ.Press
- CLUTTON-BROCK, T.H., GUINNESS, F.E. & S.D.ALBON (1982): *Red deer: the behavior and ecology of two sexes*. Univ.Chicago Press

- CROOK, J., ELLIS, J. & J. GOSS-CUSTARD (1976): Mammalian social systems: Structure and function. *Anim. Behav.* 24, 261-275
- DAVIS, D.E. (1967): The annual rhythm of fat deposition in woodchucks (*Marmota monax*). *Physiol. Zool.* 40, 391-402
- DAVIS, D.E. (1976): Hibernation and circannual rhythms of food consumption in marmots and ground squirrels. *Quat. Rev. Biol.* 51, 477-514
- DAVIS, D.E. (1981): Mechanism for decline in a woodchuck *Marmota monax* population. *J. Wildl. Manage.* 45, 658-668
- DAVIS, D.E., CHRISTIAN, J.J. & F. BRONSON (1964): Effect of exploitation on birth, mortality and movement rates in a woodchuck population. *J. Wildl. Manage.* 28, 1-9
- DOWNHOWER, J.F. & K.B. ARMITAGE (1971): The yellow-bellied marmot and the evolution of polygamy. *Am. Nat.* 105, 355-370
- DOWNHOWER, J.F. & K.B. ARMITAGE (1981): Dispersal of yearling yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Anim. Behav.* 29, 1064-1069
- EISENBERG, J.F. (1966): The social organizations of mammals. *Handb. Zool.* VIII (10/7), Lieferung 39, DeGruyter, Berlin, 1-92
- EISENBERG, J.F., MUCKENHIRN, N.A. & R. RUDRAN (1972): The relation between ecology and social structure in primates. *Science* 176, 863-874
- ELLIOTT, P.F. (1975): Longevity and the evolution of polygamy. *Am. Nat.* 109, 281-282
- EMLEN, S.T. & L.W. ORING (1977): Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* 197, 215-223
- FALL, M.W. (1971): Seasonal variations in the food consumption of woodchucks (*Marmota monax*). *J. Mammal.* 52, 370-375
- FEDYK, A. (1971): Social thermoregulation in *Apodemus flavicollis*. *Acta Theriol.* 16, 221-229
- FISHER, R.A. (1930): The genetical theory of natural selection. Oxford Univ. Press
- FLORANT, G.L. & H.C. HELLER (1977): CNS regulation of body temperature in eutheric and hibernating marmots (*Marmota flaviventris*). *Am. J. Physiol.* 232, R203 - R208
- FORTER, D. (1975): Zur Ökologie und Verbreitungsgeschichte des Alpenmurmeltieres im Berner Oberland. Dissertation Univ. Bern
- FREDGA, K., GROPP, A., WINKING, H. & F. FRANK (1977): A hypothesis explaining the exceptional sex-ratio in the wood lemming *Myopus schisticolor*. *Hereditas* 85, 101-104
- FRENCH, A.R. (1982): Intraspecific differences in the pattern of hibernation in the ground-squirrel *Spermophilus beldingi*. *J. Comp. Phys.* 148, 83-91

- GEBCZYNSKA,Z. (1970): Bioenergetics of a Root vole population. *Acta Theriol.* 15, 33-66
- GEBCZYNSKA,Z. & M.GEBCZYNSKI (1971): Insulating properties of the nest and social temperature regulation in *Chlethrionomys glareolus* (Schreber). *Ann.Zool.Fennici* 8, 104-108
- GEBCZYNSKI,M. (1969): Social regulation of body temperature in the bank vole. *Acta Theriol.* 14, 427-440
- GEBCZYNSKI,M. (1975): Heat economy and energy cost of growth in the bank vole during the first month of postnatal life. *Acta Theriol.* 29, 379-434
- GILEVA,E.A. (1980): Chromosomal diversity and an aberrant genetic system of sex determination in the arctic lemming *Dicrostonyx torquatus* Pallas (1779). *Genetica* 52/53, 99-103
- GLASER,H. & S.LUSTICK (1975): Energetics and nesting behavior of the northern white-footed mouse (*Peromyscus leucopus noveboracensis*). *Physiol.Zool.* 48, 105-113
- GORECKI,A. (1968): Metabolic rate and energy budget in the bank vole. *Acta Theriol.* 13, 341-365
- GRIZELL,R.A. Jr. (1955): A study of the southern woodchuck, *Marmota monax*. *Am.Mid.Nat.* 53, 257-293
- GROPP,A., WINKING,H., FRANK,F., NOACK,G. & K.FREDGA (1976): Sex-chromosome aberrations in wood lemmings (*Myopus schisticolor*). *Cytogenet.Cell Genet.* 17, 343-358
- GROPP,A., FREDGA,K., WINKING,H. & F.FRANK (1978): Regulation of sex chromosome constitution of somatic and germ cells in the wood lemming. *Ann.Biol.anim.Bioch.Biophys.* 18, 367-375
- HANSEN,L.H. & W.GRODZINSKI (1970): Bioenergetic parameters of the field vole, *Microtus agrestis*. *Oikos* 21, 76-82
- HELLER,H.C. & G.W.COLLVIER (1974): CNS regulation of body temperature during hibernation. *Am.J.Physiol.* 227, 583-589
- HELLER,H.C. & H.T.HAMMEL (1972): CNS control of body temperature during hibernation. *Comp.Biochem.Physiol.* 41A, 349-359
- HEMBECK,H. (1958): Zum Paarungsverhalten der Murmeltiere. *Z.f.Jagdwiss.* 4, 40-41
- HOERNING,B. (1968): Parasitologische Untersuchungen an Alpenmurmeltieren (*Marmota marmota*) in der Schweiz. *Jahrbuch Naturhist.Mus. Bern* 1966-1968, 137-200
- HOHN,B.M. & E.H.MARSHALL (1966): Annual and seasonal weight changes in a thirteen-lined ground squirrel population, Itasca state park, Minnesota. *J.Minn.Acad.Sci.* 33, 102-106

- HOFER, S. & P. INGOLD (1984): Die Pfiffe des Alpenmurmeltieres. Form und Auftreten im Zusammenhang mit der Feindvermeidung. *Rev. suisse Zool.* 91, 861-865
- HOLMES, W.G. (1984): The ecological basis of monogamy in Alaskan hoary marmots. In: The biology of ground-dwelling squirrels, J.O. Murie & G.R. Michener (eds.). Univ. of Nebraska Press, Lincoln and London
- JARMAN, P.J. (1974): The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48, 215-267
- JOHNS, D.W. & K.B. ARMITAGE (1979): Behavioral ecology of alpine yellow-bellied marmots. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 5, 133-157
- KALELA, O. & T. OKSALA (1966): Sex ratio in the wood lemming, *Myopus schisticolor* (Lilljeb) in nature and captivity. *Annales Universitatis Turkuensis Series A II Biologica-Geographica* 37
- KAPITONOV, V.I. (1978): Winter burrow digging of the Kamchatka marmot in northwestern Verkhoyansk Russian SFSR USSR. *Byull. Mosk. O-Va Ispyt. Prirod. Otd. Biol.* 83, 43-51
- KAUFMANN, K.W. (1981): Fitting and using growth curves. *Oecologia* 49, 293-299
- KAYSER, CH. (1953): L'hibernation des mammiferes. *Annee Biol.* 29, 109-150
- KIELL, D.J. & J.S. MILLAR (1978): Growth of juvenile arctic ground squirrels (*Spermophilus parryii*) at McConnell river, N.W.T. *Can. J. Zool.* 56, 1475-1478
- KILGORE, D.L. & K.B. ARMITAGE (1978): Energetics of yellow-bellied marmot populations. *Ecology* 59, 78-88
- KLEIMAN, D.G. (1977): Monogamy in mammals. *Quat. Rev. Biol.* 52, 39-55
- KOENIG, L. (1957): Beobachtungen über Reviermarkierung sowie Droh-, Kampf- und Abwehrverhalten des Murmeltiers. *Z. Tierpsychol.* 14, 510-521
- KOENIG, L. (1973): *Marmota marmota* (Sciuridae) Paarungsverhalten. *Encyclopaedia cinematographica* E 459/1962, G. Wolf (ed.) Inst. f. den wiss. Film, Göttingen 1973
- KRATOCHVIL, J. (1964): Das männliche Genitalsystem des europäischen Bergmurmeltieres *Marmota marmota latirostris*. *Z. Säugetierkunde* 29, 290-304
- LATTMANN, P. (1973): Beiträge zur Ökologie und zum Verhalten des Alpenmurmeltieres (*Marmota marmota*). *Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark* 11, 273-347
- LYMAN, C.P. & R.C. O'BRIEN (1972): Sensitivity to low temperature in hibernating rodents. *Am. J. Physiol.* 222, 864-869

- MADISON, D.M. (1984): Group nesting and its ecological and evolutionary significance in overwintering microtine rodents. In: Winter ecology of small mammals. J.F. Meritt (ed.), Carn. Mus. Nat. Hist., Spec. Publ. 10, 267-274
- MAYNARD-SMITH, J. (1978): The evolution of sex. Cambridge Univ. Press Cambridge
- MAYNARD-SMITH, J. (1980): A new theory of sexual investment. Behav. Ecol. Sociobiol. 7, 247-251
- MCLEAN, I.G. (1983): Paternal behavior and killing of young in arctic ground-squirrels. Anim. Behav. 31, 32-44
- MICHENER, G.R. (1982a): Kin identification, matriarchies and the evolution of sociality in ground-dwelling sciurids. Spec. Publ. Amer. Soc. Mamm. 7, 528-571
- MICHENER, G.R. (1982b): Infanticide in ground-squirrels. Anim. Behav. 30, 936-938
- MILLS, S.H. & F.E. SOUTH (1972): Central regulation of temperature in hibernation and normothermia. Cryobiology 9, 393-403
- MORRISON, D. & W. GALSTER (1975): Patterns of hibernation in the arctic ground squirrel. Can. J. Zool. 53, 1345-1355
- MORTON, M.L. (1975): Seasonal cycles of body weights and lipids in Belding ground squirrel. Bull. Soc. Cal. Acad. Sci. 74, 128-143
- MÜLLER-USING, D. (1954): Beiträge zur Ökologie der *Marmota m. marmota*. Z. Säugetierk. 19, 166-177
- MÜLLER-USING, D. (1956): Zum Verhalten des Murmeltieres. Z. Tierpsychol. 13, 135-142
- MÜLLER-USING, D. (1957): Die Paarungsbiologie des Murmeltieres. Z. Jagdwiss. 3, 24-28
- MÜNCH, H. (1958): Zur Ökologie und Psychologie von *Marmota m. marmota*. Z. Säugetierk. 23, 129-138
- MURR, F. (1934): Das Murmeltier im Naturschutzgebiet Berchtesgaden. Die naturwiss. Durchforschung des Naturschutzgeb. Berchtesgaden VIII (Zool. Teil) 1934. In: Jahrbuch d. Vereins zum Schutz d. Alpenpflanzen 6 (1934), 54-62
- NEE, J.A. (1969): Reproduction in a population of yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). J. Mammal. 50, 756-765
- ODUM, E.P. & E.J. KUENZLER (1955): Measurement of territory and home range size in birds. Auk 72, 128-137
- ORIAN, G.H. (1969): On the evolution of mating systems in birds and mammals. Am. Nat. 103, 589-603

- PEARSON, O.P. (1960): The oxygen consumption and bioenergetics of harvest mice. *Physiol. Zool.* 33, 152-160
- PENGELLY, E.T. (1968): Interrelationships of circannian rhythms in the ground squirrel, *Citellus lateralis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 24, 915-920
- PIVORUN, E.B. (1976): A biotelemetry study of the thermoregulatory patterns of *Tamias striatus* and *Eutamias minimus* during hibernation. *Comp. Biochem. Physiol.* 53A, 265-271
- PIVORUN, E.B. (1977): Mammalian hibernation. *Comp. Biochem. Physiol.* 58A, 125-132
- POHL, H. (1964): Diurnal rhythms and hibernation. *Ann. Acad. Scient. Fennicae, Ser. AIV, Biologica* 71, 361-373
- POHL, H. (1970): Zur Wirkung des Lichtes auf die circadiane Periodik des Stoffwechsels und der Aktivität beim Buchfinken (*Fringilla coelebs* L.). *Z. vergl. Physiol.* 66, 141-163
- PSENNER, H. (1956): Neue Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie des Murmeltieres. *Z. f. Jagdwiss.* 2, 148-152
- PSENNER, H. (1957): Neues vom Murmeltier, *Marmota m. marmota* (Linne 1758). *Säugetierk. Mitteil.* 5, 4-10
- PSENNER, H. (1960a): Das Verhalten der Murmeltiere (*Marmota m. marmota*) insbesondere von Mutter und Jungen im Bau. *Säugetierk. Mitt.* 8, 144-148
- PSENNER, H. (1960b): Welche Erkenntnisse brachten die Murmeltierforschungen in den letzten Jahren. *Proc. Intern. Symp. Methods Mamm. Invest.* 259-263
- PUNZO, F. (1975): The effects of social aggregation on the energy and water metabolism of the cactus mouse, *Peromyscus eremicus eremicus* (Baird 1958). *Säugetierkundl. Mitt.* 23, 143-146
- RALLS, K., BROWNELL, R.L. & J. BALLOU (1980): Differential mortality by sex and age in mammals. with specific reference to the Sperm whale. *Rep. Int. Whal. Comm. Spec. Issue* 2, 223-243
- RATTI, P. (1970): Beitrag zur Kenntnis des Alpenmurmeltiers (*Marmota m. marmota*). *Schweizer Archiv für Tierheilkunde* 112/6, 283-295
- ROOD, J.P. (1980): Freeze marking mongooses. *J. Wildl. Manage.* 44, 500-501
- SEALANDER, J.A. (1952): The relationship of nest protection and huddling to survival of *Peromyscus* at low temperature. *Ecology* 33, 63-71
- SHERMAN, P.W. (1982): Infanticide in ground-squirrels. *Anim. Behav.* 30, 938-939
- SIEGEL, S. (1956): Nonparametric statistics for the behavioral sciences. McGraw Hill Book Co. Inc.

- SNYDER, R.L. (1962): Reproductive performance of a population of woodchucks after a change in sex ratio. *Ecology* 43, 506-515
- SNYDER, R.L. & J.J. CHRISTIAN (1960): Reproductive cycle and litter size of the woodchuck. *Ecology* 41, 647-656
- SNYDER, R.L., DAVIS, D.E. & J.J. CHRISTIAN (1961): Seasonal changes in the weight of woodchucks. *J. Mammal.* 42, 297-312
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF (1981): *Biometry*. Freeman & Co. San Francisco
- STRUMWASSER, F. (1959): Factors in the pattern, timing and predictability of hibernation in the squirrel, *Citellus beecheyi*. *Am. J. Physiol.* 196, 15-22
- SVENDSEN, G.E. (1974): Behavioral and environmental factors in the spatial distribution and population dynamics of a yellow-bellied marmot population. *Ecology* 55, 760-771
- TORKE, K.G. & J.W. TWENTE (1977): Behavior of *Spermophilus lateralis* between periods of hibernation. *J. Mammal.* 58, 385-390
- TRIVERS, R.L. (1972): Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and the descent of man*. B.G. Campbell (ed.) Heinemann Educational Books Ltd. London
- TRIVERS, R.L. & D.E. WILLARD (1973): Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179, 90-92
- TROJAN, P. & B. WOJCIECHOWSKA (1968): The effect of huddling on the resting metabolism rate of the European common vole *Microtus arvalis* (Poll). *Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II*, 16, 107-109
- TRUNE, D.R. & C.N. SLOBODCHIKOFF (1979): Social effects of roosting on the metabolism of the pallid bat (*Antrozous pallidus*). *J. Mammal.* 57, 656-663
- TUCKER, V.A. (1965): The relation between the torpor cycle and heat exchange in the California pocket mouse *Perognathus californicus*. *J. Cell. Comp. Physiol.* 65, 405-414
- VERNER, J. & M.F. WILLSON (1966): The influence of habitats on mating systems of North American passerine birds. *Ecology* 47, 143-147
- WASSER, S.K. & D.P. BARASH (1983): Reproductive suppression among female mammals - implications for biomedicine and sexual selection theory. *Q. Rev. Biol.* 58, 513-538
- WATERMAN, J.M. (1984): Infanticide in the columbian ground-squirrel, *Spermophilus columbianus*. *J. Mammal.* 65, 137-138
- WEBB, D.R. (1980): Environmental harshness, heat stress, and *Marmota flaviventris*. *Oecologia (Berl.)* 44, 390-395
- WEBB, D.R. (1981): Macro-habitat patch structure, environmental harshness, and *Marmota flaviventris*. *Behav. Ecol.* 8, 175-182

- WEST, S.D. & H.T.DUBLIN (1984): Behavioral strategies of small mammals under winter conditions: solitary or social? In: Winter ecology of small mammals J.F.Merritt (ed.) Carn.Mus.Nat.Hist., Spec.Publ. 10, 293-299
- WICKLER, W. & U.SEIBT (1981): Monogamy in crustacea and man. Z.Tierpsychol. 57, 215-234
- WIEGERT, R.G. (1961): Respiratory energy loss and activity patterns in the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus pennsylvanicus*. Ecology 42, 245-253
- WILSON, E.O. (1975): Sociobiology: The new synthesis. Havard Univ.Press, Cambridge
- WIT, L.C. & J.W.TWENTE (1983a): The effects of hibernation stress on the heart-rate and metabolic rate of *Citellus lateralis*. Comp.Biochem. 74A, 817-822
- WIT, L.C. & J.W.TWENTE (1983b): Metabolic responses of hibernating golden-mantled ground squirrels *Citellus lateralis* to lowered environmental temperatures. Comp.Biochem. 74A, 823-827
- ZELENKA, G. (1965): Observations sur l'ecologie de la marmotte des Alpes. La Terre et la Vie 19, 238-256

Danksagung

Ich danke Herrn Prof. Wickler, der mir ermöglichte, dieses Thema zu bearbeiten und mich aus Mitteln der Max-Planck-Gesellschaft unterstützte.

Der Nationalparkverwaltung Berchtesgaden danke ich für die Arbeitserlaubnis im Rahmen der Nationalparkforschung. Die Kosten für die Benutzung der Forstdiensthütte Gotzentäl übernahm die Nationalparkverwaltung. Herrn Wagner danke ich für die Ausschnittsvergrößerungen von Luftbildern aus dem Nationalparkarchiv.

Den Mitarbeitern des Forstamtes Berchtesgaden danke ich für die gute Zusammenarbeit, besonders Herrn Aschauer, Berufsjäger des Reviers Königsee, in dem das Untersuchungsgebiet liegt. Er stand mir stets mit Rat und Tat beiseite.

Herrn Prof. Schröder, Leiter der Abteilung für Wildforschung und Jagdkunde der forstwissenschaftlichen Fakultät der Universität München, danke ich für seine Hilfe im Umgang mit Behörden und bei organisatorischen Problemen.

Mein besonderer Dank gilt allen, die mir bei der Freilandarbeit halfen und trotz oft unwirtlicher Bedingungen in ihrem Eifer nicht nachließen: Silvia Adam, Ludwig Bals, Karl-Heinz Killwinger, Wolfgang Risz, Agnes Türk, Stefan Waldmann und Thomas Winterhalter.

Ich danke weiter Dr.med.vet. Wiesner, Direktor des Tierparkes Hellabrunn, der den zur Untersuchung des Winterschlafes gehaltenen Murmeltieren die Sender implantierte und die Tiere medizinisch betreute. Er ermöglichte es mir zum Beginn der Studie, mich mit dem Verhalten von

Murmeltieren in Hellabrunn vertraut zu machen.

Peter Heinecke konstruierte die automatische Datenerfassungsanlage für den Winterschlafversuch und installierte die Videoanlage. Ohne sein Engagement wäre dieser Versuch nicht erfolgreich verlaufen, dafür danke ich ihm sehr.

Ebenso danke ich Herrn Dr. Pohl, der die O_2 -Verbrauchsmessungen durchführte.

Für die Hilfe bei mathematischen Problemen bei der Anpassung von Wachstumskurven (Kap. II) danke ich Martin Wickler.

Barbara Knauer fertigte die Abbildungen und Tabellen an. Dafür und für ihre unermüdliche Hilfe bei Korrekturarbeiten am Manuskript bedanke ich mich herzlich.

Mein Dank gilt Dr.habil. Fritz Trillmich, der immer Zeit fand, Probleme der Arbeit mit mir zu besprechen.

Prof. Wickler, Dr.habil. Trillmich, Dr. Lamprecht, Dr. Reyer, Dr. Limberger, Dr. Vogel, Dr. Pohl und Eva Hert danke ich für die kritische Durchsicht früherer Fassungen einzelner Kapitel oder des ganzen Manuskripts und für Verbesserungsvorschläge.

Ganz besonders danke ich meiner Freundin Silvia Adam. Ihre Geduld und Anteilnahme während der ganzen Dauer dieser Arbeit halfen mir über alle Schwierigkeiten hinweg.

Lebenslauf

1.9.1953	in Passau geboren
1959-1965	ev. Volksschule in Ortenburg, Ndb.
1965-1969	staatlich anerkannte Handelsschule Pindl, Passau
Juli 1969	mittlere Reife
1969-1971	Bäckerlehre
April 1971	Bäckergeselle
1971-1972	staatliche Fachoberschule Passau Wirtschaftszweig
Juni 1972	Fachhochschulreife
1972-1973	Bundeswehr
1973-1976	Fachhochschule für Wirtschaft am Berufsförderungswerk Heidelberg
März 1976	Betriebswirt (grad.)
1976	Beginn des Studiums der Biologie an der Phillips-Universität Marburg
1977	Wechsel an die Ludwig-Maximilian-Universität München
1981	Diplomarbeit bei Herrn Prof.W.Wickler am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen
Mai 1982	Diplom
Juli 1982	Beginn der Dissertation bei Herrn Prof.W.Wickler

